

# **Stereoskopisches Sehen in verschiedenen Gesichtsfeldpositionen- Psychophysische und elektrophysiologische Untersuchungen**

Inauguraldissertation  
zur Erlangung des Grades eines Doktors der Medizin  
des Fachbereichs Humanmedizin  
der Justus-Liebig-Universität Giessen

vorgelegt von Kirr, Jörg-Christian  
aus Reps (Siebenbürgen)

Gießen 2005

Aus der Medizinischen Betriebseinheit:  
Physiologisches Institut

Direktor/Leiter:  
Des Fachbereichs der Justus –Liebig-Universität Gießen  
Prof. Dr. Dr. Piper

Gutachter: Prof. Dr. Skrandies  
Gutachter:

Tag der Disputation:

Diese Arbeit widme ich meinen lieben Eltern

# Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>Einleitung</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Grundlagen</b>	<b>4</b>
2.0	Visuelles System	4
2.0.1	Stereosehen	8
2.0.2	Die stereoskopische Prozessierung von random dot Stereogrammen (RDS)	11
2.1	Elektroenzephalogramm (EEG)	14
2.1.1	Elektrookulogramm (EOG)	18
2.2	Visuell evozierte Potentiale (VEP)	19
2.3	Frequenzanalyse	24
<b>3</b>	<b>Fragestellung</b>	<b>26</b>
<b>4</b>	<b>Methoden</b>	<b>28</b>
4.1	Reiz	28
4.2	Apparaturen	30
4.3	Versuchsdurchführung	31
4.4	Auswertung	33
<b>5</b>	<b>Ergebnisse</b>	<b>34</b>
5.1	Psychophysik	34
5.2	Elektrophysiologie	39
5.2.1	Frequenzbezogene Amplitudenkartenserien	39
5.2.2	Summenamplitude	52
5.2.3	Amplitudenmaximum	56
5.2.4	Gesichtsfeldabhängige Amplitudenkarten bei dRDS-Schachbretteizen	60
5.2.5	Gesamtübersicht (Grand Mean Amplitudenkarten)	62
5.2.6	Signifikanzkarten	66
5.3	Gegenüberstellung der psychophysischen und elektrophysiologischen Daten	69
<b>6</b>	<b>Diskussion</b>	<b>70</b>
<b>7</b>	<b>Zusammenfassung</b>	<b>82</b>
<b>8</b>	<b>Summary</b>	<b>84</b>
<b>9</b>	<b>Literaturverzeichnis</b>	<b>86</b>
<b>10</b>	<b>Anhang</b>	<b>92</b>
	Einverständniserklärung	92
	Sehtest	93
	Versuchsprotokolle	94
	Versuchspersonenangaben	95
	Signifikanzkarten	96
	Versuchsaufbau	101
<b>11</b>	<b>Danksagung</b>	<b>104</b>



# Abbildungsverzeichnis

Abb. 1.1:	Sehbahnverlauf	5
Abb. 1.2:	Dorsaler- und ventraler Pfad	7
Abb. 2.1:	Projektion von Punkten auf die Retina	9
Abb. 2.1.1:	Horopter	10
Abb. 2.2:	Statische Zufallspunktmusterstereogramme	12
Abb. 3.1	Generatoren des EEGs	15
Abb. 3.2:	Elektrodenanordnung	17
Abb. 4.1:	Transientes VEP	20
Abb. 4.2:	Steady-state VEP	21
Tab. 4.1:	Erläuterung zur Erzeugung der Reizfrequenzen	30
Abb. 4.1.1:	Versuchsaufbau	101
Abb. 5.1:	Bewegungsschwellen einer Versuchsperson	36
Abb. 5.2:	Bewegungsschwellen aller Versuchspersonen	37
Abb. 5.3:	Kontrastschachbrettamplituden der Reizfrequenz 2.74 Hz	41
Abb. 5.4:	Kontrastschachbrettamplituden der Reizfrequenz 4.12 Hz	42
Abb. 5.5:	Kontrastschachbrettamplituden der Reizfrequenz 5.49 Hz	43
Abb. 5.6:	Kontrastschachbrettamplituden der Reizfrequenz 8.24 Hz	44
Abb. 5.7:	Kontrastschachbrettamplituden der Reizfrequenz 16.48 Hz	45
Abb. 5.8:	dRDS-Amplituden der Reizfrequenz 2.74 Hz	47
Abb. 5.9:	dRDS-Amplituden der Reizfrequenz 4.12 Hz	48
Abb. 5.10:	dRDS-Amplituden der Reizfrequenz 5.49 Hz	49
Abb. 5.11:	dRDS-Amplituden der Reizfrequenz 8.24 Hz	50
Abb. 5.12:	dRDS-Amplituden der Reizfrequenz 16.48 Hz	51
Abb. 5.13:	Summenamplitude der Kontrastschachbrettreize	53
Abb. 5.14:	Summenamplitude der dRDS-Schachbrettreize	55
Abb. 5.15:	Amplitudenmaxima bei Kontrastschachbrettreizen	57
Abb. 5.16:	Amplitudenmaxima bei dRDS – Schachbrettreizen	59
Abb. 5.17:	Gesichtsfeldabhängige Amplitudenkarten bei dRDS-Reizen	61
Abb. 5.18:	Gesamtübersicht (Grand Mean Amplitudenkarten)	62
Abb. 5.19:	Horizontale Lokalisation bei dRDS-Reizen	64
Abb. 5.20:	Vertikale Lokalisation bei dRDS-Reizen	65
Abb. 5.21:	Signifikanzkarten	67
Abb. 5.22.1:	Signifikanzkarten	96
Abb. 5.22.2:	Signifikanzkarten	97
Abb. 5.22.3:	Signifikanzkarten	98
Abb. 5.22.4:	Signifikanzkarten	99
Abb. 5.22.5:	Signifikanzkarten	100
Abb. 5.23:	Amplitudenkarten an psychophysischer Schwelle	70

# 1 Einleitung

Die Darstellung der Umwelt ist eine der Hauptaufgaben des Gehirns. Dabei spielt der Sehsinn für den Menschen und auch für viele Tierarten eine besondere Rolle. Er ermöglicht Wahrnehmung und Orientierung in dem Lebensraum.

Während der Entwicklungsgeschichte beobachtet man bei einigen Säugetieren eine Verlagerung der Augenposition von lateral nach frontal. Tierarten mit lateraler Augenposition verfügen über ein relativ größeres Gesichtsfeld als solche mit frontaler Anordnung. Dieses ist insbesondere für Fluchttiere wichtig, die auf eine frühe Erkennung des Feindes angewiesen sind.

Durch die Frontalisierung der beiden Augen mit sich überlappenden Gesichtsfeldern hat sich Tiefensehen entwickeln können. Die Voraussetzung dafür ist die Fusion der unterschiedlichen Bilder beider Augen zu einem einzelnen Bild. Der Preis der Verkleinerung des Gesichtsfeldes wurde dafür in Kauf genommen, um räumliches Sehen zu erlangen. Für den Menschen ist dieses besonders für manuelle Tätigkeiten zum Vorteil geworden.

Es gibt verschiedene Möglichkeiten, Räumlichkeit wahrzunehmen, wobei auf die Unterscheidung der Begriffe Tiefenwahrnehmung und Stereopsis hingewiesen werden muss.

Tiefenwahrnehmung ist sowohl unter mono- als auch unter binokularen Bedingungen möglich und entsteht durch parallaktische Verschiebungen, relative Größe der Gegenstände zueinander und deren Überlagerung, Schatten u.v.m..

Stereopsis kann als Teil der Tiefenwahrnehmung verstanden werden und setzt intaktes Binokularsehen voraus und ist unter monokularen Bedingungen nicht möglich.

Da unsere Augen zueinander einen horizontalen Abstand aufweisen, unterscheidet sich das eine Netzhautbild von dem anderen durch eine laterale Verschiebung. Jeder von uns kennt das Beispiel, dass bei Fixation des Daumens der ausgestreckten Hand sich dieser scheinbar hin und her bewegt, wenn abwechselnd ein Auge geschlossen wird. Unterschiedliche Bilder fallen auf die rechte und linke Retina. Die Grundlage der Stereopsis ist der Unterschied dieser Bilder – die retinale Querdiparität. (Erläuterung in Kapitel 2.0.1)

Die dreidimensionale Umwelt wird zunächst als ein zweidimensionales Bild auf der Netzhaut abgebildet. Das Gehirn rekonstruiert aus diesen leicht verschiedenen zweidimensionalen Abbildungen unsere räumliche Umgebung, indem die Sinnesinformation beider Augen zu einem Gesamteindruck fusioniert werden und zu einem neuen Eindruck, der Wahrnehmung in der Tiefe führen.

Bei der Verarbeitung visueller Sinneseindrücke entstehen im Gehirn elektrische Felder, die man in abgeschwächter Form als kontinuierliche elektrische Spannungsschwankungen von der Kopfoberfläche als Elektroenzephalogramm (EEG) mit Elektroden ableiten kann. Das EEG hat den besonderen Vorteil, dass es nicht-invasiv und kostengünstig ist und eine hohe zeitliche Auflösung bietet. Damit können dynamische Vorgänge im Gehirn besonders gut festgestellt werden. (Erläuterung in Kapitel 2.1)

Werden dem Sehsystem Lichtreize dargeboten, so kann man bei adäquater Reizung visuell evozierte Potentiale (VEP) über dem okzipitalen Kortex ableiten, die eine weitaus geringere Amplitude als das spontane EEG besitzen und deshalb durch Mittelungstechniken aus dem Hintergrund-EEG extrahiert werden müssen. (Erläuterung in Kapitel 2.2)

Im Rahmen dieser Arbeit stimulierten wir das visuelle System mit verschiedenartigen Reizen.

Als Kontrollreize setzten wir schwarz – weiß Kontrastschachbretter ein, die zur Überprüfung der Auslösbarkeit von visuell evozierten Potentialen (VEP) dargeboten wurden.

Um die Verarbeitungsvorgänge des dreidimensionalen Sehens zu untersuchen, wählten wir als Hauptreize bewegte Zufallspunktmuster – Stereogramme (dynamic random-dot stereogram, dRDS) (genaue Erläuterung in Kapitel 2.0.2).

Bei monokularer Betrachtung enthalten dRDS – Muster keine dreidimensionale Information. Ein räumlicher Eindruck kommt erst bei dichoptischer Präsentation zustande, d. h. wenn ein Auge das eine Stereogramm und das andere Auge das zweite Stereogramm betrachtet. Die relevante Information für das Gehirn ist dabei die retinale Querdiskrepanz.

In diesem Versuch zeigten wir artefaktfreie dRDS – Muster auf einem Computerbildschirm. Die dRDS – Muster wurden im Takt der für wissenschaftliche Untersuchungen konzipierten Okklusionsbrille von der Software des Stimulationsrechners neu generiert, so dass jeweils nur ein Auge das eine

dRDS – Muster und im Anschluss das andere Auge das dazu horizontal disparate sah.

Die Reize wurden randomisiert auf der linken oder mittleren oder rechten Monitorfläche gezeigt und sprangen mit unterschiedlichen Frequenzen aus der Monitorebene heraus und wieder zurück. Die Fixation spielte für uns dabei eine herausragende Rolle, um die Reizung des gewünschten Gesichtsfeldes zu gewährleisten. Deshalb war ein Fixationspunkt in der Monitormitte gelegen. An dieser Stelle erschienen während der Stimulation Zufallszahlen, die addiert werden sollten. (Erläuterung in Kapitel 4)

Während der Reizpräsentation wurde ein EEG kontinuierlich mit 30 Kanälen weiträumig über dem okzipitalen Kortex zwischen Cz und Inion abgeleitet. Die aufgezeichneten Daten wurden sorgfältig auf Artefakte untersucht und diese wurden offline eliminiert. Die artefaktfreien Intervalle wurden zu visuell evozierten Potentialen ("steady-state"-VEPs) gemittelt.

Anschließend wurden die Daten mit Hilfe der Fouriertransformation quantifiziert. Nach einer Spektralanalyse wurden die relevanten Frequenzen ausgewertet und in topographischen Amplitudenkarten des Oberflächenpotentials visualisiert und einer statistischen Datenanalyse unterzogen.

Als Hauptschwerpunkt dieser Arbeit stellten wir die subjektive Wahrnehmung unterschiedlicher Frequenzen und Gesichtsfeldpositionen von dRDS-Schachbrettreizen und die durch stereoskopische Stimuli evozierte Gehirnaktivität gegenüber, um Aussagen über die zerebrale Aktivität unter der individuell unterschiedlichen Wahrnehmungsschwelle zu erhalten.

## 2.0 Visuelles System

Der Sehsinn hat eine zentrale Bedeutung für die räumliche Orientierung des Menschen.

Licht erreicht, nachdem es an den optischen Medien des Auges gebrochen wurde, die Netzhaut. Das retinale Bild ist eine Inversion des Realbildes. Licht, das aus dem rechten Gesichtsfeld kommt, wird auf die nasale Hemiretina des rechten Auges und auf die temporale Hemiretina des linken Auges projiziert. Das untere Gesichtsfeld projiziert auf die obere Hemiretina, das obere Gesichtsfeld auf die untere Hemiretina.

Die Photorezeptoren der Retina werden durch Licht in einem Wellenlängenbereich von 400 bis 760 nm adäquat gereizt.

Es gibt zwei Rezeptortypen:

Die Zapfen sind hauptsächlich in der Fovea centralis (Stelle des schärfsten Sehens) lokalisiert, ihre Anzahl beträgt ca. 7 Millionen. Sie sind zuständig für das Tagessehen (photopisches Sehen) und konvergieren auf das parvozelluläre X-System.

Die Stäbchen sind extrafoveal auf der gesamten Retina, in einer Anzahl von ca. 120 Millionen zu finden. Sie sind zuständig für das Dämmerungssehen (skotopisches Sehen) und konvergieren auf das magnozelluläre Y-System.

Die Photorezeptoren der Retina konvergieren zunächst auf Bipolarzellen und anschließend auf Ganglienzellen. Die retinalen Ganglienzellen werden aufgrund morphologischer Unterschiede in zwei Typen eingeteilt, in das parvozelluläre X-System und in das magnozelluläre Y-System. Die Axone der Ganglienzellen bilden den Nervus Opticus, der aus ca. 1 Million Fasern besteht. Die Axone der Ganglienzellen, die ihre Einflüsse via Bipolarzellen aus den Zapfen erhalten, werden auf 250.000 geschätzt (Schmidt & Thews 1997).

Fasern der nasalen Retinahälfte kreuzen im Chiasma Opticum nach kontralateral, Fasern der temporalen Retinahälfte verlaufen weiter ipsilateral. Diese Neukombination bildet nun den Tractus Opticus, der bis zum Corpus geniculatum laterale (CGL) des Thalamus zieht. Weitere Abzweigungen gibt es zur Area praetectalis und zum Colliculus superior.

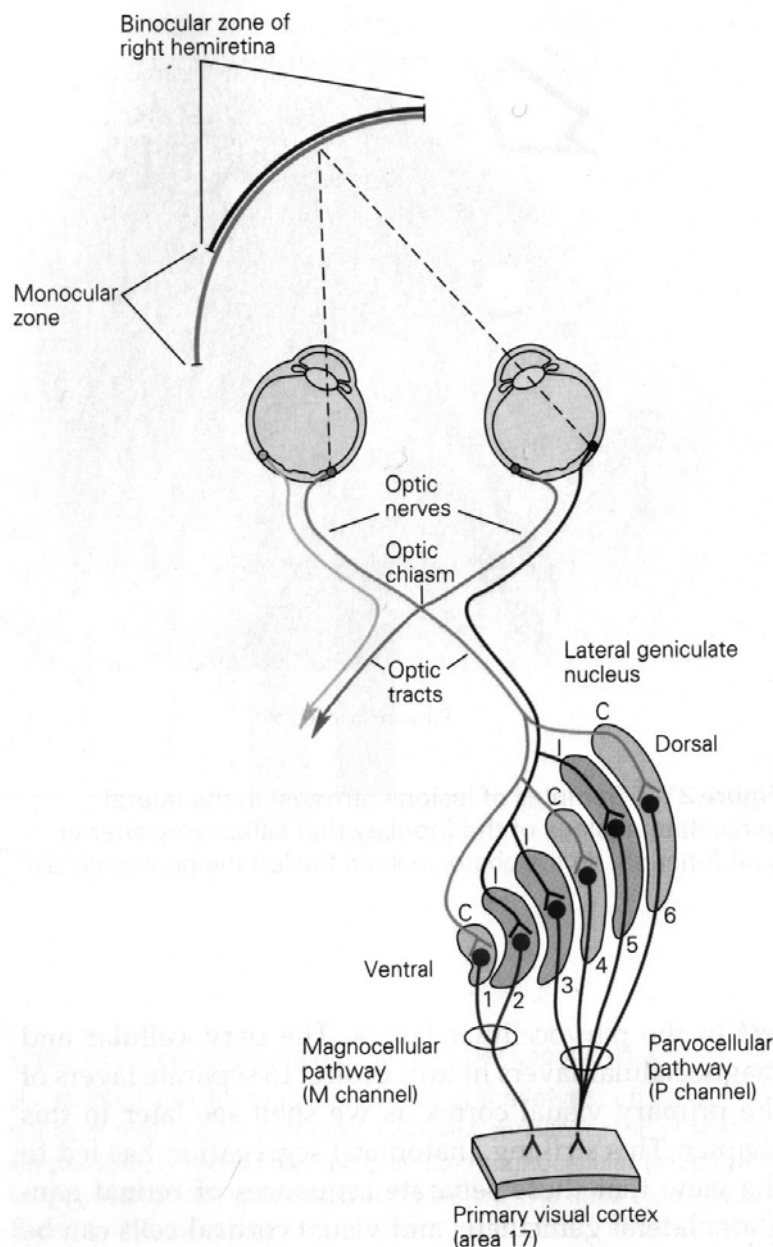


Abb. 1.1: (aus Kandel, Schwartz, Jessel 2000, Kapitel 27, Seite 529)

Das CGL (Corpus geniculatum laterale) besteht aus 6 Zellschichten. Die Schicht 1, 4 und 6 erhält Fasern von der kontralateralen nasalen Hemiretina, die Schicht 2, 3 und 5 Fasern von der ipsilateralen temporalen Hemiretina. Die beiden ventralen Schichten stellen die magnozellulären Schichten dar, weil ihr Hauptinput von den M-Ganglienzellen stammt. Die vier dorsalen Schichten stellen die parvozellulären Schichten dar. Ihr Hauptinput kommt von P-Ganglienzellen. Über die Sehstrahlung (Radiatio optica) gelangen die Impulse in den primär visuellen Kortex.

Axone des Tractus opticus, die zu der Area Praetectalis des Hirnstammes ziehen, modulieren die Pupillenkonstriktion und -dilataion. Von da weiter ziehen Axone zu den blickmotorischen Zentren des Hirnstammes und steuern vertikale Augenbewegungen und Vergenz. Axone zu dem Colliculus superior steuern die reflektorische Blickmotorik durch Sakkaden. Über eine retino-hypothalamische Bahn werden Lichtreize zur Stoffwechsel und Hormonstimulation vermittelt und beeinflussen den Schlaf-Wach-Rhythmus (Schmidt & Thews 1997).

Das CGL erhält den Hauptinput für den visuellen Kortex und besteht aus sechs Zelllagen, die von 1 (medial gelegen) bis 6 (lateral gelegen) durchnummeriert sind. Die Schicht 1, 4 und 6 erhält Fasern von der kontralateralen nasalen Hemiretina, die Schicht 2, 3 und 5 Fasern von der ipsilateralen temporalen Hemiretina. Die beiden ventral lokalisierten Lagen repräsentieren die magnozellulären Schichten (1 und 2 Schicht), weil ihr Hauptinput von den M-Ganglienzellen stammt. Die vier dorsal lokalisierten Lagen repräsentieren die parvozellulären Schichten (Schicht 3,4,5 und 6), ihr Hauptinput kommt von P-Ganglienzellen (Abb. 1.1). Über die Sehstrahlung (Radiatio optica), die man in einen temporalen und parietalen Teil gliedern kann, gelangen die Impulse in den primär visuellen Kortex (Area striata, V1). Die V1 zeigt den typisch sechsschichtigen architektonischen Aufbau der Hirnrinde und ist ungefähr 2 mm dick. Die Axone aus dem CGL ziehen in die Schicht 4, die unterteilt wird in 4A, 4B, 4C $\alpha$ , 4C $\beta$ .

Der M-Pfad projiziert zuerst in die Schicht 4C $\alpha$  und anschließend in die Schicht 4B des Kortex Striatum. Danach ziehen Fasern in die mitteltemporale Area (MT) und auch in die dicken Streifen in V2, von da weiter zu der mitteltemporale Area (MT) und danach in den posterior parietalen Kortex. Diese Projektion wird auch als dorsaler Pfad bezeichnet.

Der P-Pfad projiziert in die Schicht 4C $\beta$  des Kortex Striatum. Von da aus ziehen Fasern zu den „blobs“ und „interblobs“ in V1, danach ziehen zahlreiche Fasern zu den dünnen Streifen in V2. Über V4 ziehen sie weiter in den inferior temporalen Kortex. Diese Projektion wird auch als ventraler Pfad bezeichnet (Abb. 1.2).

Zwischen diesen beiden Systemen sind Faserverbindungen vorhanden.

Das M-System projiziert in den posterior parietalen Kortex, der inferiore temporale Kortex erhält sowohl vom M- als auch vom P- System Einflüsse.

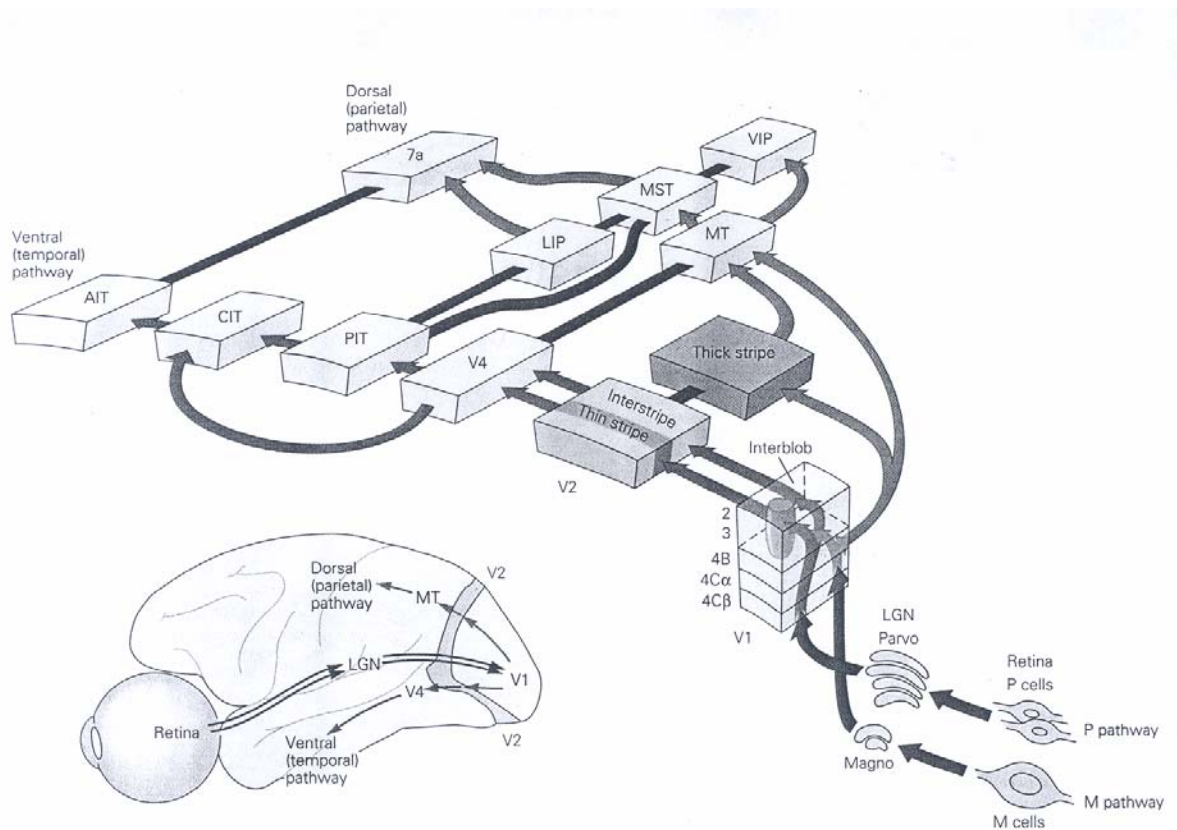


Abb.1.2 : (aus Kandel, Schwartz, Jessel 2000, Kapitel 28, Seite 551)

Der M- und P-Pfad ziehen von der Retina über das CGL zu V1. Die Axone aus dem CGL ziehen in die Schicht 4, die unterteilt wird in 4A, 4B, 4C $\alpha$ , 4C $\beta$ .

Der M-Pfad projiziert zuerst in die Schicht 4C $\alpha$  und anschließend in die Schicht 4B des Kortex Striatum. Danach ziehen Fasern in die mitteltemporale Area (MT) und auch in die dicken Streifen in V2, von da weiter zu der mitteltemporale Area (MT) und danach in den posterior parietalen Kortex. Diese Projektion wird auch als dorsaler Pfad bezeichnet. Der P-Pfad projiziert in die Schicht 4C $\beta$  des Kortex Striatum. Von da aus ziehen Fasern zu den „blobs“ und „interblobs“ in V1, danach ziehen zahlreiche Fasern zu den dünnen Streifen in V2. Über V4 ziehen sie weiter in den inferior temporalen Kortex. Diese Projektion wird auch als ventraler Pfad bezeichnet.



Durch den dorsalen Pfad wird die Erkennung des bewegten Gegenstandes vermittelt, dabei ist die Sensitivität der M-Zellen bei Kontrast und zeitlicher Frequenz (Anzahl der Reizwiederholungen pro Zeit) hoch.

Der ventrale Pfad ist an der Identifizierung des ruhenden Gegenstandes beteiligt, die Sensitivität der P-Zellen ist bei Farbsehen und räumlicher Frequenz (Anzahl der Reizwiederholungen pro Distanz) hoch. M-Zellen werden aktiviert wenn der Kontrast bei 2% liegt, wohingegen bei P-Zellen der Kontrast größer als 10% sein muß.

In dem posterior parietalen Kortex wird Tiefenwahrnehmung und Bewegung, in dem inferior temporalen Kortex Form und Farbe verarbeitet (vgl. Kandel, Schwartz, Jessel 2000).

### 2.0.1 Stereosehen

Das räumliche Sehen wurde im Jahre 1838 von dem Physiker Ch. Wheatstone beschrieben, der damals das Stereoskop erfand. Er machte zwei Photos, die einen horizontalen Abstand von ca. 65 mm (Pupillarabstand) voneinander aufwiesen. Anschließend präsentierte er dichoptisch dem einen Auge das eine Bild und dem anderen Auge das andere Bild, so dass jeweils ein Auge nur jeweils ein Bild sah. Das Gehirn fusioniert die beiden querdissparaten Bilder zu einem einheitlichen räumlichen Eindruck.

Um Objekte als räumlich wahrzunehmen, wird ein bestimmter Punkt fixiert (Fixationspunkt, A, Abb. 2.1). Dabei fallen die Bilder auf die Foveae centrales, korrespondierende Netzhautstellen ( $A_l$ ,  $A_r$ ). Objekte die näher (C) oder weiter entfernt (B) sind fallen auf querdissparate Netzhautstellen. Dabei handelt es sich bei Objekten, die näher liegen, um eine gekreuzte Disparität. Die Abbildung auf der Retina erfolgt jeweils lateral der Fovea centralis ( $C_l$ ,  $C_r$ ). Bei Objekten die weiter entfernt liegen handelt es sich um eine ungekreuzte Disparität. Die Abbildung auf der Retina erfolgt jeweils medial der Fovea centralis ( $B_l$ ,  $B_r$ ).

Die Disparität für C ist

$A_l - C_l = \gamma_l$  und für  $A_r - C_r = \gamma_r$  also die Summe von  $\gamma_l + \gamma_r$

die Disparität für B ist entsprechend

$A_l - B_l = \beta_l$  und für  $A_r - B_r = \beta_r$  also die Summe von  $\beta_l + \beta_r$ .

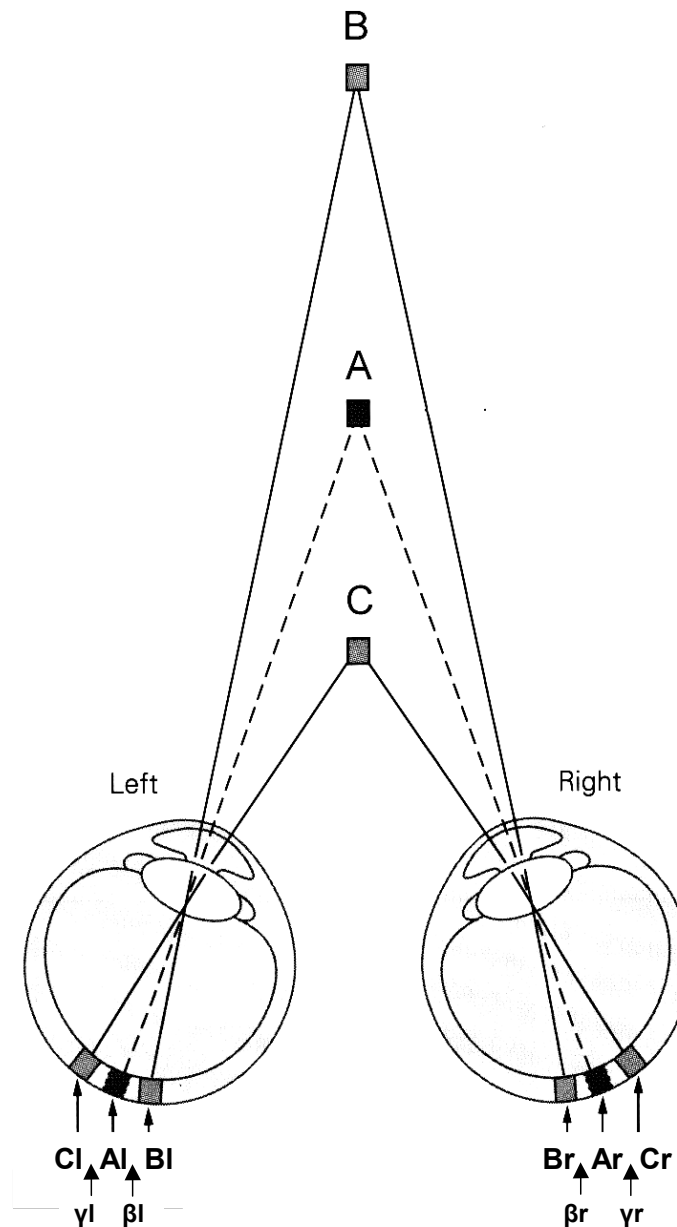


Abb. 2.1: (modifiziert nach Kandel & Schwartz 2000, Kapitel 28, Seite 560)

Um Räumlichkeit wahrnehmen zu können, wird erst ein bestimmter Punkt (A) fixiert. Dabei entstehen Bilder auf den Foveae centrales (AI, Ar). Objekte die näher (C) oder weiter entfernt (B) sind, werden auf querdissparaten Netzhautstellen abgebildet. Dabei handelt es sich bei Objekten, die näher liegen, um eine gekreuzte Disparität. Die Abbildung auf der Retina erfolgt lateral der Fovea centralis (CI, Cr). Bei Objekten die weiter entfernt liegen handelt es sich um eine ungekreuzte Disparität. Die Abbildung auf der Retina erfolgt medial der Fovea centralis (BI, Br).

Der Punkt A hat per Definition keine Disparität, so dass die Disparität von B ( $\beta l + \beta r$ ) und von C ( $\gamma l + \gamma r$ ) als absolute Disparitäten angesehen werden.

Bei den von A ausgehenden Projektionen  $A_l$  und  $A_r$  auf die beiden Foveae centrales handelt es sich um korrespondierende Netzhautstellen mit der Disparität 0. Alle anderen Bilder die auch eine Disparität von 0 aufweisen, werden ebenfalls auf korrespondierenden Netzhautstellen abgebildet und liegen auf einem Kreis, dem Horopter (Abb. 2.1.1), der empirisch ermittelt wurde.

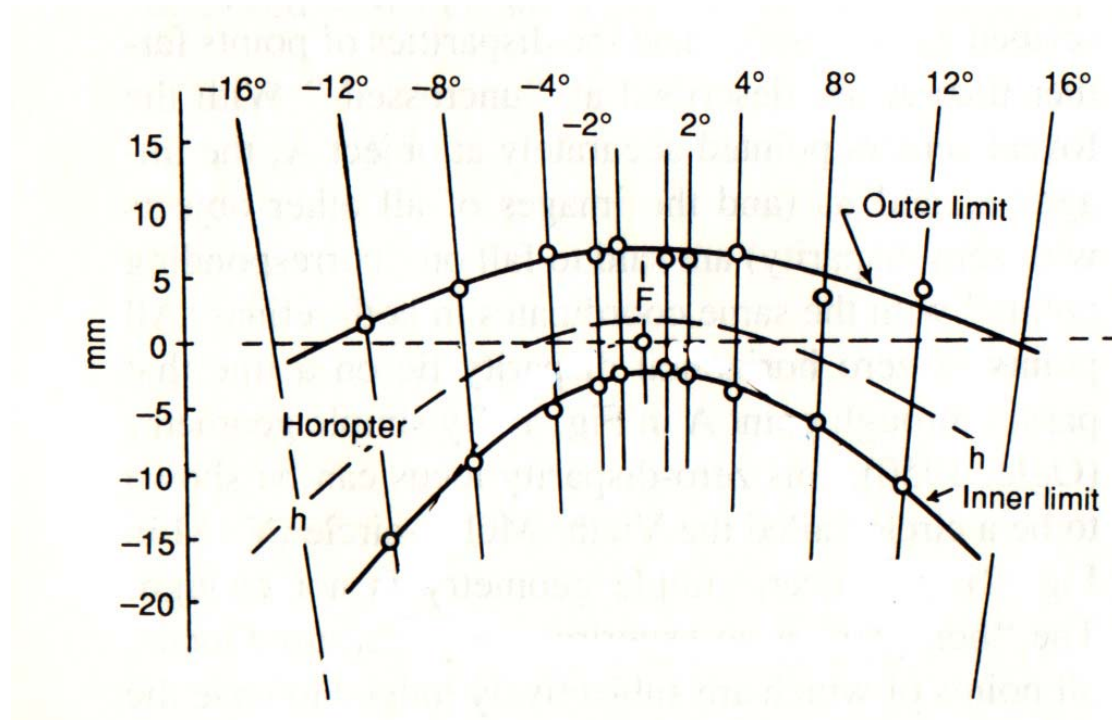


Abb. 2.1.1: (aus Spillmann & Werner 1990, Seite 211)

Bilder, die eine Disparität von 0 aufweisen, werden auf korrespondierenden Netzhautstellen abgebildet und liegen auf einem fiktiven Kreis, dem Horopter.

Objekte, die vor oder hinter dem Horopter liegen, werden von dem Gehirn fusioniert, falls sie eine kritische Querdissparation nicht überschreiten und es kommt zum räumlichen Sehen. Wird die Querdissparation zu groß, reicht die Fusionsleistung nicht aus und es entstehen Doppelbilder (jenseits des inneren und äusseren Limits).

Objekte die nun vor oder hinter dem gedachten Horopter oder der Fixationsebene liegen (Panum Areal), können, wenn sie eine kritische Querdissparation (2 Winkelgrad) nicht überschreiten von dem Gehirn fusioniert werden und dabei kommt es zum dreidimensionalen oder räumlichen Sehen. Wird die Querdissparation zu groß, reicht die Fusionsleistung des Gehirns nicht aus und es entstehen Doppelbilder. Das räumliche Sehen ist besonders gut für den Nahbereich (Greifnähe) ausgeprägt. Im Fernbereich funktioniert Tiefensehen zusätzlich durch Überlagerung von Gegenständen, Größenunterschiede von Objekten, Schatten und durch Kopfbewegungen. Dadurch resultierenden parallaktischen Verschiebungen der einzelnen Gegenstände zueinander. Die Verarbeitung der dreidimensionalen Eindrücke beginnt in V1, an der Stelle, wo Informationen von beiden Augen zusammenfließen. Barlow, Blakemore, Bishop und Pettigrew entdeckten 1967 anhand von Versuchen mit Katzen, dass Zellen in V1 durch horizontale Disparität stimuliert werden. Weitere Zellen die auf Disparität reagierten, wurden in V2 und V3 lokalisiert. Zellen in MT antworteten besonders gut auf Stimuli, die vor oder hinter der Fixationsebene liegen. In MST fand man Zellen, die durch Bewegungsrichtung und Disparität effektiv gereizt werden konnten. Alle diese Regionen werden dem dorsalen Pfad zugeordnet (Abb. 1.2). Hubel und Wiesel (1970) und von der Heydt et al. (1981) stellten anhand von Einzelableitungen bei Tieren ebenfalls fest, dass in der Area 18 (V2) mehr Neurone für die Verarbeitung der Stereopsis verantwortlich sind als in der Area 17 (V1).

### **2.0.2 Die stereoskopische Prozessierung von Random Dot Stereogrammen (RDS)**

Bis 1960 wurde angenommen, dass Stereosehen ein später Schritt der visuellen Verarbeitung ist, und dass das Gehirn auf ein Erkennen des Bildes angewiesen ist, um einen dreidimensionalen Eindruck generieren zu können. B. Julesz bewies, dass das räumliche Sehen allein von der Querdissparation der retinalen Bilder abhängt.

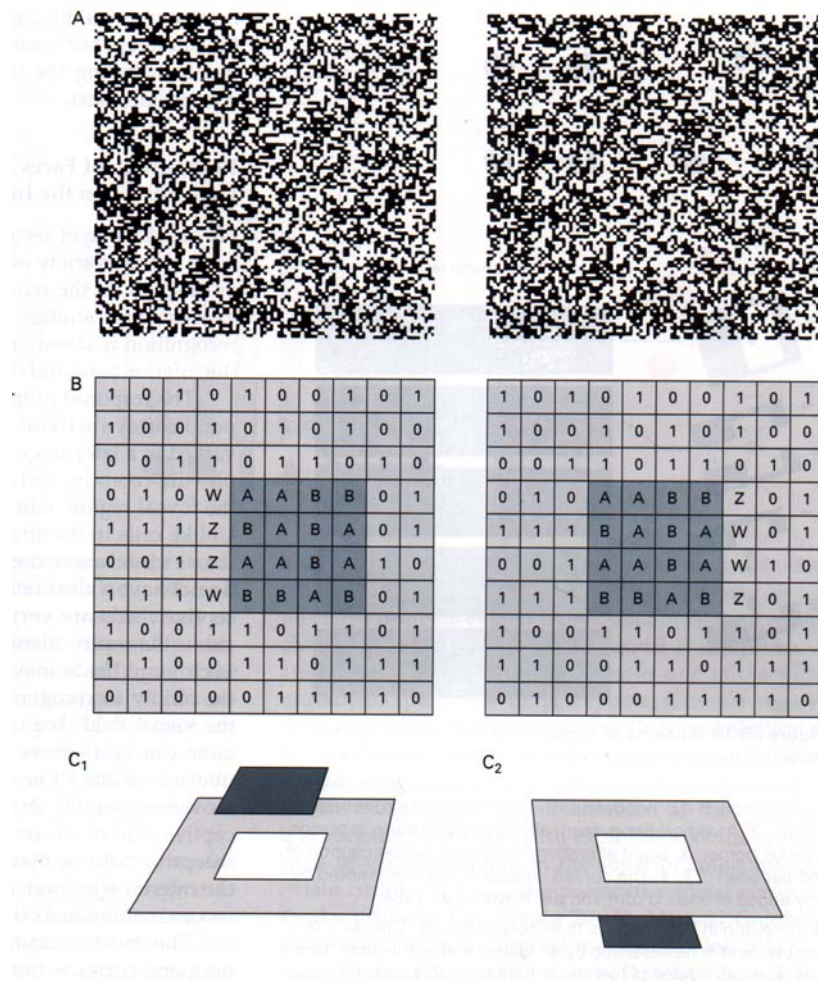


Abb. 2.2: (nach Kandel, Schwartz, Jessel 2000, Kapitel 28, Seite 563)

Julesz benutzte zwei identische Zufallspunktmusterstereogramme und verschob in dem einen Stereogramm einen Ausschnitt von Punkten, die einem Viereck entsprachen.

Diese beiden Bilder werden in einem Stereoskop betrachtet, wobei ein Auge jeweils nur ein Stereogramm sieht. Dabei kombiniert das Gehirn die zueinander gehörenden Zufallspunkte und fusioniert diese zu dem räumlichen Eindruck. Bei einer gekreuzten Disparität hat man den Eindruck, dass das Bild vor der Fixationsebene steht, bei ungekreuzter Disparität befindet sich das Bild hinter der Fixationsebene.

Dabei bediente er sich folgenden Versuchs. Er nahm zwei identische Bilder mit Zufallspunktmusterstereogrammen und verschob in dem einen Bild auf der horizontalen Achse eine bestimmte Anzahl von Punkten um einen bestimmten Betrag in einem Bereich, der einem Viereck entsprach (Abb. 2.2.B).

Diese beiden Bilder wurden nun in einem Stereoskop betrachtet, wobei ein Auge jeweils nur ein Bild sah. Dabei kombiniert das Gehirn die zueinander gehörenden Zufallspunkte und fusioniert diese zu dem räumlichen Eindruck. Bei einer gekreuzten Disparität hat man den Eindruck, dass das Bild vor der Fixationsebene steht, bei ungekreuzter Disparität befindet sich das Bild hinter der Fixationsebene (Abb. 2.2.C).

Statische Zufallspunktmusterstereogramme erzeugen einen räumlichen Eindruck, wenn jeweils einem Auge ein Bild und dem anderen Auge das zweite Bild im Stereoskop dargeboten wird.

Einen räumlichen Eindruck erzeugen auch dynamische Zufallspunktmusterstereogramme. Das Gehirn fusioniert Bilder, die abwechselnd dem einen und dann dem anderen Auge präsentiert werden. In unserem Experiment verwendeten wir dazu eine Okklusionsbrille (Shutterbrille), die mit der gleichen Frequenz ein Auge verschließt. Dabei werden, um eine gekreuzte Disparität zu erzeugen, die auf der horizontalen Achse nach links verschobenen Bilder dem rechten Auge präsentiert, während die Brille das linke Auge okkludiert und die nach rechts verschobenen Bilder dem linken Auge gezeigt. Das Bild springt aus der Fixationsebene in Richtung Beobachter. Diese dynamischen Stereoreize stimulieren allein disparitätssensitive Zellen, ohne die Leuchtdichte des Stimulus zu verändern.

## 2.1 Das Elektroenzephalogramm (EEG)

Von der Kopfoberfläche lassen sich mit Elektroden kontinuierliche elektrische Potentiale in einem Frequenzbereich von 0 – 80 Hz und Amplitudengrößen zwischen 1 – 150  $\mu$ V ableiten.

Bei der Ableitung direkt von der Kortexoberfläche durch das Elektrokortikogramm (EcoG) sind die Amplituden um den Faktor 10 größer, bei zellulärer Ableitung um den Faktor 100 – 1000.

Generatoren des EEGs sind hauptsächlich exzitatorische, postsynaptische Potentiale (EPSP) der apikalen Dendriten der Pyramidenzellen. In geringerem Maße sind inhibitorische postsynaptische Potentiale (IPSP) an der Elektrogenese beteiligt, dabei sind die elektrischen Ströme geringer ausgeprägt.

Eine positive Potentialschwankung im EEG resultiert durch exzitatorische Potentiale in tieferen Schichten des Kortex, wobei spezifische thalamische Afferenzen zuströmen oder durch inhibitorische Potentiale in den oberen Kortexschichten.

Eine negative Potentialschwankung entsteht durch Exzitation der Dendriten in den oberen Kortexschichten, die durch Einwirkung unspezifischer thalamischer Afferenzen bedingt wird oder durch inhibitorische Potentiale in tieferen Kortexschichten (Abb. 3.1).

Das EEG einer gesunden Person weist unterschiedliche Frequenzen und Amplituden auf und ist von Alter, Aufmerksamkeit und Vigilanz abhängig. Es wird anhand der Frequenz in unterschiedliche Kategorien eingeteilt:

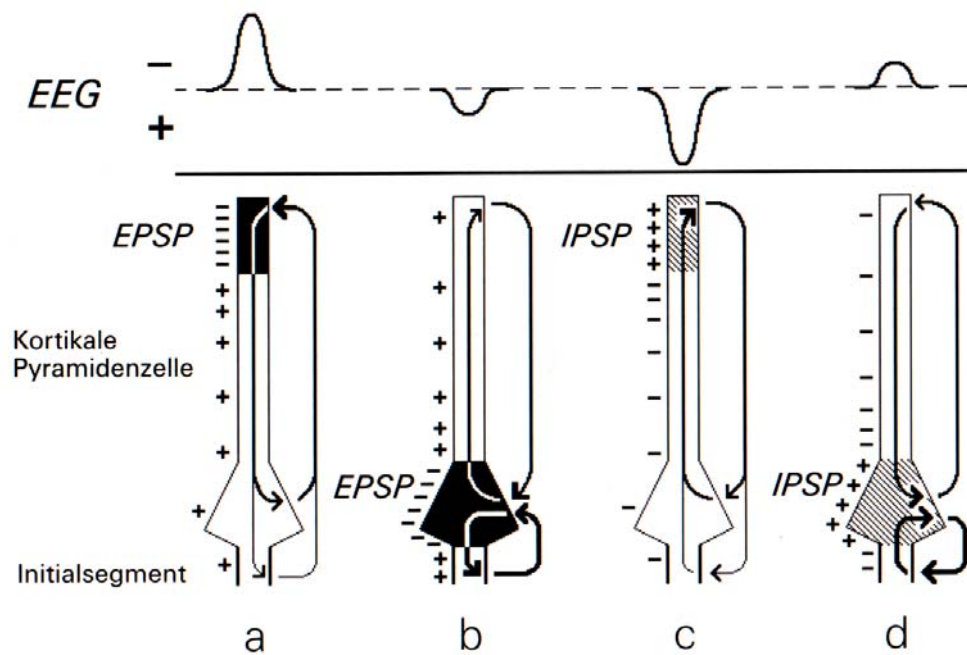


Abb. 3.1: (aus Zschoche 1995)

Das EEG wird zum Grossteil von exzitatorischen, postsynaptischen Potentialen (EPSP) der apikalen Dendriten der Pyramidenzellen erzeugt. Einen geringeren Anteil haben dabei inhibitorische postsynaptische Potentiale (IPSP).

Positive Potentialschwankung im EEG entsteht durch exzitatorische Potentiale in tieferen Kortexschichten oder durch inhibitorische Potentiale in den oberen Bereichen des Kortex.

Negative Potentialschwankung entsteht durch Exzitation der Dendriten in oberen Kortexbereichen oder durch inhibitorische Potentiale in tieferen Kortexschichten.



$\alpha$ -Wellen zeigen Frequenzen zwischen 8 – 12 Hz und kommen beim Erwachsenen im Wachzustand mit geschlossenen Augen vor und treten okzipital am häufigsten auf. Bewusste Fixation beim Öffnen der Augen ist Voraussetzung für eine  $\alpha$ -Blockade. Bei reduzierter Vigilanz (Müdigkeit) erfolgt nach Augenöffnung keine  $\alpha$ -Blockade. Taktile und akustische Einflüsse sowie visuelle Imaginationen haben eine  $\alpha$ -Wellenreduktion zur Folge; Kopfrechnen wie in unserem Experiment (Addition von Zufallszahlen) hat nur einen sehr schwachen Effekt auf den okzipitalen  $\alpha$ -Rhythmus. Bei Kleinkindern ab dem 3. Lebensjahr wurden  $\alpha$ -Wellen mit einer Frequenz von 8 Hz registriert. Die bleibende Frequenz des  $\alpha$ -Rhythmus wird um das 20. Lebensjahr erreicht und nimmt erst im hohen Lebensalter wieder ab.

$\beta$ -Wellen haben Frequenzen zwischen 15-30 Hz und weisen kleine Amplituden auf. Sie treten bei wachem Zustand mit offenen Augen auf. Sie stellen die Basalaktivität der zentralen und frontalen Kortexareale, die für die motorischen Impulsgebungen verantwortlich sind, dar.

$\gamma$ -Wellen haben Frequenzen größer als 30 Hz und kommen bei Lernen und gespannter Aufmerksamkeit vor.

$\theta$ -Wellen haben Frequenzen zwischen 4-7 Hz und kommen beim Erwachsenen in der Einschlafphase und im tieferen Schlaf vor. Vom Säuglingsalter bis zur Pubertät findet man diesen Frequenzbereich auch in der Wachphase vor.

$\delta$ -Wellen haben Frequenzen zwischen 0 – 4 Hz und sind typisch für den Tiefschlaf beim Erwachsenen und kommen vom Säuglingsalter bis zur Pubertät in der Wachphase vor.

Das EEG wird standardmäßig nach dem 10-20-System registriert (Abb. 3.2 nach Jaspers 1958).

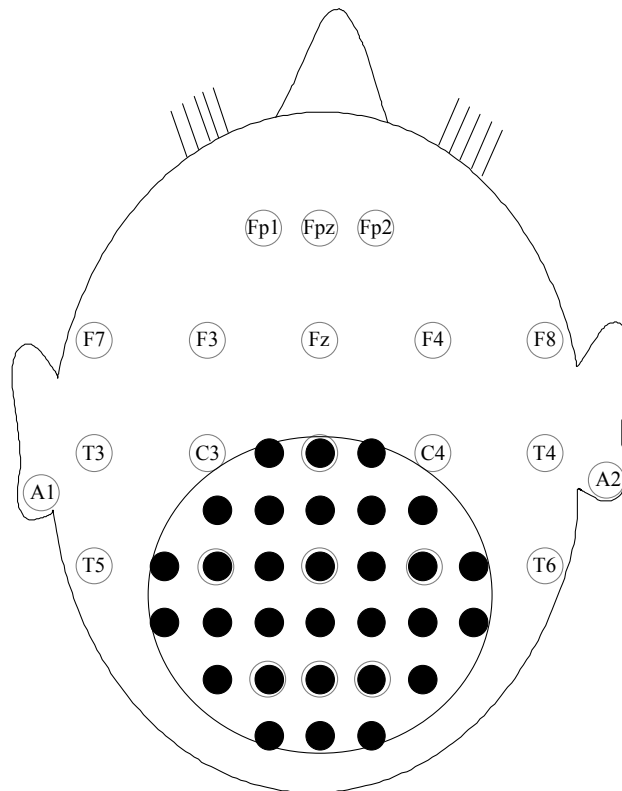


Abb. 3.2: (modifiziert nach Jaspers 1985)

Die EEG – Registrierung wird standardmäßig nach dem 10-20-System nach Jaspers (1958) vorgenommen.

Da in unserem Experiment die Prozessierung von visuellen Reizen untersucht wurde, leiteten wir das EEG über dem Okzipital-, Temporal- und Parietalbereich ab. Wir verwendeten dabei 30 Elektroden, um eine optimale Dichte durch die Anordnung zu erhalten.

Das EEG findet in der Klinik bei Anfallserkrankungen (Epilepsien), zerebralen Dysfunktionen nach Perfusionsausfällen, bei Bestimmungen der Narkosetiefe in der Anästhesie, bei Überprüfungen der Hirnaktivität nach Intoxikationen und bei Abklärung des Hirntodes Anwendung. Eine wichtige Rolle spielt das EEG in der Erforschung von dynamischen Vorgängen im Gehirn, von Schlafstadien und von Lernvorgängen.

### 2.1.1 Elektrookulogramm (EOG)

Das EOG registriert das Ruhepotential des Auges, das in der retinalen Pigmentepithelschicht und den Photorezeptoren entsteht. Das Auge wird als elektrischer Summendipol beschrieben, wobei der negative Pol an der Retina und der positive an der Kornea liegt. Deswegen wird es auch als korneoretinales Potential bezeichnet. Durch die Bewegungen der Bulbi resultiert eine Richtungsänderung des korneoretinalen Dipols und des elektrischen Feldes, das räumlich verschoben wird. Dieses wird mit Elektroden, die infra- und supraorbital und bitemporal gelegen sind, abgeleitet und von einem Wechselspannungsverstärker registriert, der die Änderung des Potentialfeldes aufzeichnet. Wir nutzten das EOG um störende Artefakte und Blickrichtungsänderungen zu erfassen.

Diagnostisch findet das EOG Anwendung bei Erkrankungen des retinalen Pigmentepithels und der Photorezeptoren.

Beim Morbus Best (vitelliforme Makuladystrophie), einer autosomal dominanten Erkrankung, bei der im Bereich der Macula eine gelblich – runde Läsion vorliegt und der Patient, vom Stadium abhängig, keine Symptome bis einen herabgesetzten Visus zeigt, ist der Hellanstieg im EOG vermindert.

Bei dem Fundus flavimaculatus, wo ophthalmoskopisch gelbe Punkte auf Höhe des retinalen Pigmentepithels imponieren, die Patienten aber in den meisten Fällen asymptomatisch sind, findet man im fortgeschrittenen Stadium ein pathologisch verändertes EOG.

Weitere diagnostische Anwendung findet das EOG bei der seltenen, autosomal rezessiven Atrophia gyrata, die mit Nachtblindheit, axialer Myopie und Katarakten einhergeht. Dabei ist das EOG flach.

## 2.2 Visuell evozierte Potentiale (VEPs)

Nach adäquater Lichtreizung des visuellen Systems können über dem Okzipitalbereich visuell evozierte Potentiale im Spannungsbereich von 1-20  $\mu\text{V}$ , (vgl. EEG 1-150  $\mu\text{V}$ ) registriert werden. Dazu können Lichtblitze oder Kontrastschachbrettmuster eingesetzt werden. Visuell evozierte Potentiale sind aufgrund ihrer geringen Amplitude im Spontan-EEG nicht sichtbar und müssen deshalb durch reizbezogenes Mitteln extrahiert werden (Dawson 1952). Die Werte des Spontan-EEGs gehen im Mittelwert bei N Mittelungen gegen Null, die Standardabweichung sinkt gemäß  $1/\sqrt{N}$ , so dass sich nach 20 bis 30 gemittelten Durchgängen das VEP vom Hintergrund-EEG abhebt (Skrandies 1995). Die Zahl der gemittelten Durchgänge ist jedoch von Reizstärke, Modalität u.a. abhängig. Das VEP kann transient oder als „steady-state“ ausgelöst werden. Ein transientes VEP wird bei niedrigen Reizfrequenzen unter 2 Hz (4 Musterwechsel pro Sekunde) generiert. Dabei kehrt das System nach jedem Reiz in seinen Ruhezustand zurück. Das transiente VEP, dass durch Musterwechsel entsteht, wird durch folgende Charakteristika gekennzeichnet: eine negative Komponente entsteht nach 70 ms (N70), danach folgt eine positive nach 100 ms (P100) und wieder eine negative nach 140 ms (N140) (Abb. 4.1). Später auftretende Komponenten charakterisieren die kognitive Prozessierung, z.B. die Positivität nach 300 ms oder P300 (Skrandies 1983). Die Amplitude wird in  $\mu\text{V}$  von der Grundlinie bis zur Spitze der jeweiligen Komponente gemessen. Die Latenz beschreibt die Zeitspanne, die zwischen Reiz bis zu der VEP-Komponente nach etwa 100 ms vergeht. Bei entsprechender Reizung gibt die Amplitude Auskunft über die Zahl der gleichzeitig aktivierten Axone, die Latenz über den Funktionszustand der Axonmyelinisierung.

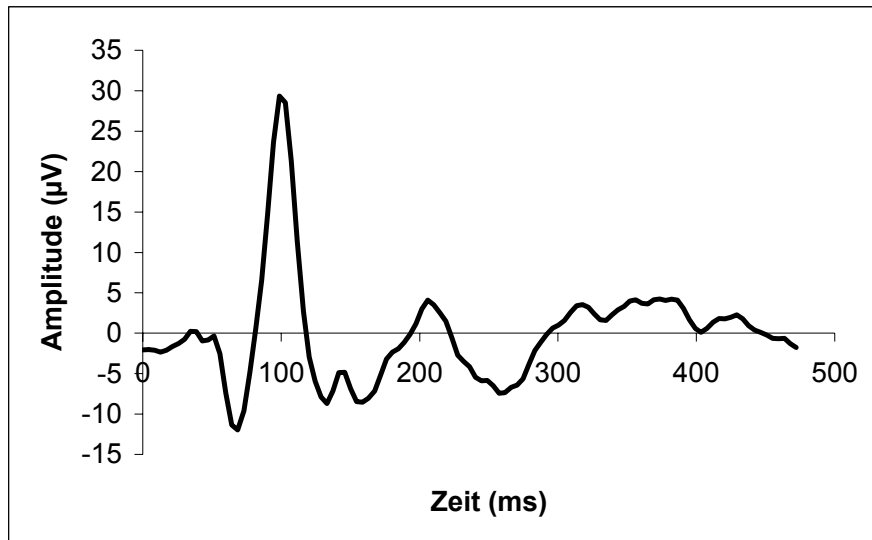


Abb. 4.1: transientes VEP

Ein transientes VEP entsteht bei geringen Reizfrequenzen unterhalb von 2 Hz (4 Musterwechsel pro Sekunde). Nach jedem Reiz kehrt das System in seinen Ruhezustand zurück. Das transiente VEP wird durch folgende Charakteristika gekennzeichnet:

- nach ca. 70 ms (N70) entsteht eine negative Komponente
- nach ca. 100 ms (P100) folgt eine positive Komponente
- nach ca. 140 ms (N140) eine negative Komponente
- nach ca. 300 ms (P300) positive Komponente

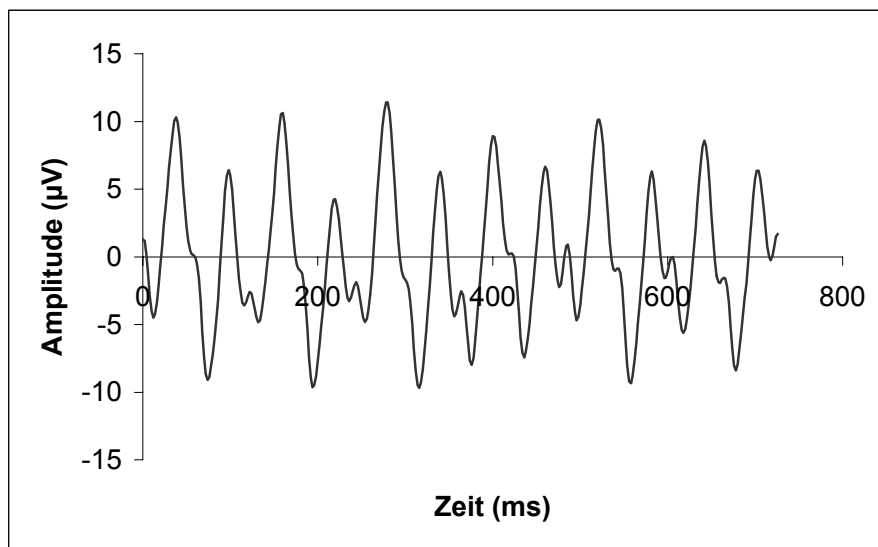


Abb. 4.2: steady-state VEP

Ein „steady-state“ VEP entsteht bei Reizfrequenzen oberhalb von 3.5 Hz. Es prägt sich eine sinusoide Kurve heraus, die eine Fusion der Einzelantworten darstellt. Diese sinusoide Kurve besteht mathematisch gesehen aus der Grundwelle und ihren ganzzahligen Vielfachen, den harmonischen Oberwellen.

Das transiente geht allmählich bei einer Reizfrequenzen von über 3.5 Hz in das „steady-state“ VEP über. Es bildet sich eine sinusähnliche Welle heraus, die als eine Fusion der Einzelantworten anzusehen ist (Abb. 4.2).

Diese Welle besteht aus einer Grundwelle und den zu der Grundwelle dazugehörigen ganzzahligen Vielfachen, den harmonischen Oberwellen. Die einzelnen Komponenten dieser sinusähnlichen Welle können mittels einer Fouriertransformation (Fast Fourier Transformation, FFT) quantifiziert werden. Es wird eine Ganzfeldreizung, bei der das gesamte Gesichtsfeld mit einer Reizgröße von mehr als 12 Sehwinkelgraden ( $12^\circ$ ) gereizt wird, eine Halbfeldreizung, bei der die nasale und temporale Hemiretina getrennt stimuliert wird und eine foveale Reizung, wobei nur die Fovea mit Reizen bis zu 3 Sehwinkelgraden ( $3^\circ$ ) gereizt wird unterschieden.

Nach Ganzfeldreizung zeigt eine über linker und rechter Hemisphäre horizontal angeordnete Elektrodenreihe in allen Ableitungen symmetrische Potentialverteilungen. Die Amplituden werden nach lateral hin kleiner.

Bei Reizung der rechten Hemiretinae (linkes Gesichtsfeld) kommt es gemäß der neuroanatomischen Struktur der Sehbahn zu maximalen Amplituden der P 100 über dem ipsilateralen, rechten okzipitalen Kortex. Reizungen der linken Hemiretinae (rechtes Gesichtsfeld) verhalten sich analog. Die Latenzen bei Reizung der rechten oder linken Hemiretina sind identisch (Skrandies 1989).

Bei unterer hemiretinaler Stimulation ergibt sich eine Amplitudenabnahme und Latenzzunahme, bei oberer hemiretinaler Stimulation eine Amplitudenzunahme und Latenzabnahme. Die Potentialmaxima stellen sich weiter anterior dar (Skrandies 1984, 1987, 1994).

Das foveal lokalisierte parvozelluläre X-System enthält schwächer myelinisierte Axone, so dass bei Reizung eine längere Latenz und geringere Amplitude resultiert.

Das peripher lokalisierte magnozellanuläre Y-System zeigt reizrelativiert eine kürzere Latenz und eine höhere Amplitude.

Die durch ein dRDS-Schachbrett und ein Kontrastschachbrett ausgelösten VEPs sind bezüglich ihrer Latenz ähnlich. Die Amplituden der stereoskopisch evozierten Potentiale sind geringer ausgeprägt und die Lokalisation der okzipitalen Positivität ist signifikant weiter anterior repräsentiert (Skrandies & Vomberg 1985, Skrandies 1989, 1991, 1994).

Das Kontrast-VEPs dient der ophthalmologischen und neurologischen Diagnostik z.B. bei demyelinisierenden Prozessen wie Retrobulbärneuritis (RBN) und Multipler Sklerose (MS).

Bei einer frischen Retrobulbärneuritis mit akut herabgesetztem Visus, Schmerzen bei Augenbewegungen, Gesichtsfeldausfällen und abnormer Pupillenreaktion und unauffälligem Augenhintergrund ist das VEP durch eine Amplitudenminderung bei Kontrastschachbrettreizung gekennzeichnet. Die Latenzverzögerung ist im Anfangsstadium noch nicht besonders stark

ausgeprägt. Nach Abklingen der RBN findet man im VEP eine klare Latenzverzögerung bei häufig wieder normaler Amplitude.

Auch Veränderungen der Papille wie z.B. Stauungspapille, Papillitis, Drusenpapille gehen mit einem Amplitudenabfall einher.

Bei Trübungen der optisch brechenden Medien (Katarakt, Glaskörperveränderungen oder Hornhautläsionen) oder bei ausgeprägter Miose (Horner-Syndrom) resultiert eine Leuchtdichtenminderung auf der Retina, wodurch es zu einer Amplitudenabnahme und Latenzzunahme kommt. Refraktionsanomalien bedingen durch die Störung des Scharfsehens eine Kontrastminderung und somit eine Amplitudenreduktion.

Die VEP-Befunde bei Multipler Sklerose sind denen der abgelaufenen RBN ähnlich. Die Hauptsymptomatik ist eine Latenzverzögerung. Als Hauptdiagnostik bei MS dient jedoch die MRI- und die Liquoruntersuchung.



## 2.3 Frequenzanalyse

Das EEG (Elektroenzephalogramm) spiegelt die elektrische Aktivität von einer Vielzahl von Neuronen des Gehirns wieder. Es entsteht ein komplexes Signal durch Überlagerung vieler, gleichzeitig agierender neuronaler Verarbeitungsprozesse.

Vom physikalischen Standpunkt aus betrachtet, besteht das EEG bei diskreter Abtastung aus Wellen, die sich aus einer endlichen Anzahl harmonischer Oszillationen mit einer unstetigen Vibrationsrate zusammensetzen.

Man kann es beispielsweise mit Schallwellen der Akustik vergleichen. Diese bestehen aus Grundtönen, die durch zahlreiche Obertöne überlagert werden und dadurch eine bestimmte Klangfarbe determinieren.

Die komplexe Konfiguration des EEGs kann mit der Spektralanalyse in elementare Oszillationen zerlegt werden. Vergleichend kann man sagen, dass die Spektralanalyse das EEG in die einzelnen Komponenten zerlegt, wie ein Prisma Licht in seine verschiedenen spektralen Anteile zergliedert.

Die Spektralanalyse kann mit Hilfe der Fourieranalyse durchgeführt werden, die auf den französischen Mathematiker des 19. Jahrhunderts J. Fourier zurück geht. Als erster wendete Dietsch (1932) die Fourieranalyse auf das EEG an. Später wurde die Fast – Fourier Transformation (FFT) zur schnelleren und effizienteren Analyse entwickelt.

Die FFT ist eine weit verbreitete Methode in der Signalverarbeitung und -analyse. Zu den häufigsten Anwendungsbereichen gehören die Nachrichtentechnik, Bildverarbeitung, Radartechnik, die Biomedizin u.v.m..

Bei der Spektralanalyse des visuell evozierten Potentials wird ein VEP – Abschnitt (Periode) in die einzelnen Frequenzanteile zerlegt. Jeder zeitliche Kurvenverlauf kann in eine bestimmte Anzahl harmonischer Sinusschwingungen zerlegt werden (harmonische Analyse). Das schon weiter oben erwähnte „steady-state“ VEP ist ein periodisches Signal und ähnelt einer Sinusschwingung. Dieses lässt sich als Summe harmonischer Wellen (Sinuswellen) beschreiben, bestehend aus Grundfrequenz und den

ganzen Vielfachen der Grundfrequenz (Oberwellen). Die Grundfrequenz ist die tiefste messbare Frequenz. Sie passt in die Periode einmal hinein.

Die Oberschwingungen (Oberwellen) sind ganze Vielfache der Grundfrequenz und passen 2mal, 3mal, 4mal, ... in die Periode hinein.

Zusätzlich unterscheiden sich die harmonischen Wellen noch in ihrer zeitlichen Relation (Phasenverschiebung). Diese Phasenverschiebungen beschreibt man als Sinus- und Kosinusfunktionen. Die Sinusfunktion ist in Bezug zur Kosinusfunktion um  $90^\circ$  verschoben.

Zunächst wird die entsprechende VEP- Periode mit einer Sinuswelle der gleichen Länge (die zeitlich einmal in die Periode hineinpasst) und den dazugehörigen harmonischen Oberwellen verglichen. Danach wird eine Korrelationsanalyse zwischen der zu untersuchenden VEP- Periode und den ermittelten harmonischen Wellen durchgeführt. Dabei wird die Kovarianz ermittelt, die als ein Maß der Ähnlichkeit zwischen der zu untersuchenden VEP- Periode und den ermittelten harmonischen Wellen gilt. Dabei werden die korrespondierenden Abtastwerte der VEP- Periode und der einzelnen harmonischen Wellen unter Berücksichtigung des Vorzeichens miteinander multipliziert und der Mittelwert gebildet. Ein größtmöglicher positiver Wert spricht für maximale Kovarianz. Die Korrelationsberechnung wird für die Sinus- und für die Kosinusfunktion durchgeführt. Kombiniert man die Information über Sinus- und Kosinusschwingung erhält man ein Amplituden- und ein Phasenspektrum. Im Anschluss findet eine Kombination und Verrechnung von Amplituden- und Phasenspektrum statt. Als Ergebnis erhält man das Leistungsspektrum, das die Abhängigkeit der Amplitude von der Frequenz darstellt.

Dieses wird im Spektralanalyse-Mapping dargestellt. Aus den Leistungsspektren wurde aus technischen Gründen die Frequenz 1.37Hz und ihre ganzzahligen Vielfachen entnommen (bitte siehe Methodenteil). In dieser Frequenzkartenreihe waren jeweils die Reizfrequenzen und ihre Oberwellen enthalten. Für jede der 30 Elektroden wurde ein gemittelttes Leistungsspektrum errechnet. Diese 30 Einzelwerte werden durch Interpolation zu Isopotentiallinienkarten, die die frequenzbezogenen Amplitudenverteilungen im  $\mu\text{V}$ -Bereich darstellen.

### 3 Fragestellung

Wir untersuchten die zentrale Verarbeitung von schwarz – weiß Kontrastschachbrett- und dRDS (dynamic random - dot stereogram) Schachbrettmustern unter psychophysischen und elektrophysiologischen Gesichtspunkten.

Im psychophysischen Teil wollten wir herausfinden, ab welcher Bewegungsfrequenz des dreidimensionalen Reizes der Übergang (Schwelle) zwischen Bewegung in der Tiefe und Stehen im Raum liegt.

Von besonderem Interesse war der Vergleich der verschiedenen Reizlokalisationen (links, zentral oder rechts) hinsichtlich der Frequenz.

Im elektrophysiologischen Abschnitt wollten wir überprüfen, ob sich durch Reizung mit dRDS-Schachbrettmustern Hirnaktivität auslösen lässt, wo die Amplitudenmaxima der Reize aus den drei verschiedenen Gesichtsfeldbereichen (links, zentral oder rechts) lokalisiert sind, ob die Amplitudenmaxima der peripheren Reize sich von dem zentralen hinsichtlich ihrer Größe unterscheiden.

Weiterhin wollten wir Größe und Lokalisation der Amplituden in Abhängigkeit von den unterschiedlichen Reizfrequenzen ermitteln.

Ausgehend davon, dass ab einer bestimmten Bewegungsfrequenz der Zufallspunktmusterstereogramme es nicht mehr möglich ist, Bewegung in der Tiefe zu erkennen – unter dieser Schwelle hat man den Eindruck eines im Raum stehenden Reizes – wollten wir herausfinden, ob es möglich ist, evozierte Aktivität auch unter dieser Schwelle zu messen.

Anders gefragt: Antwortet unser Gehirn auf Reize, die wir subjektiv visuell nicht wahrnehmen?

Als Kontrollreize verwendeten wir schwarz – weiß Kontrastschachbrettmuster. Diese wurden bei zentraler Blickfixation zur Überprüfung der Auslösbarkeit von visuell evozierten Potentialen (VEP) präsentiert. Dargeboten wurden die Frequenzen 2.74 Hz, 4.12 Hz, 5.49 Hz, 8.24 Hz und 16.48 Hz in steigender Reihenfolge.

Im Rahmen des Stereoexperiments wurden psychophysische Daten im Rahmen einer Wahlpflichtaufgabe (forced choice) erhoben. Der Proband musste bei zentraler Blickfixation die Position des dRDS Schachbretts (links oder zentral oder rechts) angeben und zusätzlich sollte er sich entscheiden, ob der Reiz aus der Monitorebene heraussprang oder ob er vor der Monitorebene im Raum stand. Dargeboten wurden dieselben Frequenzen von 2.74 Hz bis 16.48 Hz in randomisierter Reihenfolge.

Aus den elektrophysiologischen Daten erhielten wir durch zahlreiche Auswertungsschritte topographische Landkarten (Maps), die die Potentialverteilungen bei der Reizfrequenz und ganzen Vielfachen dieser darstellten.

## 4 Methoden

### Experimenteller Aufbau

Ziel unseres Experimentes war es, artefaktfreie Kontrastreize und stereoskopische Reize, in unterschiedlichen Frequenzen darzubieten, um psychophysische und elektrophysiologische Antworten zu erhalten.

#### 4.1 Reiz

Bei der Versuchsdurchführung verwendeten wir zwei Arten von visuellen Reizen.

Zunächst wurde als Kontrollreiz zur Überprüfung der Auslösbarkeit von visuell evozierten Potentialen (VEP) ein schwarz - weiß Kontrast-Schachbrett dargeboten. Es hatte eine Größe von  $29^\circ \times 22^\circ$ . Die Karos des Schachbrettmusters erschienen dabei unter einem Winkel von  $3.8^\circ$  (in der Diagonalen). Die Karogröße war  $27 \times 27$  mm, der Augenabstand zum Bildschirm betrug 570 mm. Das Kontrast-Schachbrett wurde zuerst mit der Frequenz 2.74Hz anschließend mit 4.12Hz, 5.49Hz, 8.24Hz und 16.48Hz präsentiert. Die Leuchtdichte der weißen Karos war  $110 \text{ cd/m}^2$ , die der schwarzen  $2.0 \text{ cd/m}^2$ . Der Kontrast der Karos war 96,4 %, die mittlere Leuchtdichte des Monitors betrug  $56 \text{ cd/m}^2$ . Die Darbietungszeit betrug 80 Sekunden.

Nach der Darbietung der Kontrastschachbretter folgte das Hauptexperiment. Dabei wurde ein dRDS-(dynamic Random Dot Stereograms) Schachbrettmuster verwendet. Das ist ein Schachbrett, das aus bewegten Zufallspunktmusterstereogrammen besteht. Es sprang mit den Frequenzen 2.74Hz, 4.12Hz, 5.49Hz, 8.24Hz und 16.48Hz aus der Bildschirmenebene heraus- und wieder zurück. Die Frequenzen wurden in randomisierter Reihenfolge dargeboten. Das dRDS-Schachbrett hatte eine Größe von  $14.5^\circ \times 22^\circ$ . Die berechnete Entfernung des herausgesprungenen Stereoschachbrettes zur Bildschirmenebene betrug 15.7 mm. Die Karos des

Stereoschachbrettes erschienen dabei unter einem Winkel von  $2.5^\circ$  (in der Diagonalen). Die Karogröße war  $18 \times 18$  mm, der Augenabstand zum Bildschirm betrug auch 570 mm. Das dRDS-Schachbrett bestand aus  $8 \times 12$  Karos.

Der Reiz wurde links oder zentral oder rechts dargeboten (siehe Abb. 4.1.1 – 4.1.3 im Anhang). Die Querdissparation lag bei 11 arc min (siehe Kapitel Stereosehen). Der übrige Teil des Bildschirms, wo kein Reiz dargeboten wurde, enthielt Zufallspunktmuster, die zueinander keine Querdissparation aufwiesen.

Um den Reiz als dreidimensional darzubieten, benutzten wir eine Okklusionsbrille (Shutterbrille).

Die Shutterbrille okkludierte alternierend mit einer Frequenz von 66.16Hz die Augen. Dementsprechend wurde alle 15.11 ms ein neues Bild auf dem Bildschirm generiert (15.11 ms sah das linke Auge und 15.11 ms sah das rechte Auge das entsprechend querdissparate Schachbrett, dabei wurden die linksverschobenen Bilder nur dem rechten Auge und die rechtsverschobenen Bilder nur dem linken Auge präsentiert).

Bei dem 2.74Hz-Reiz wurden 12 querdissparate Bilder (6 Bilder für das linke und 6 Bilder für das rechte Auge) jeweils 15.11 ms lang und danach 12 identische Bilder auch jeweils 15.11 ms lang gezeigt. Das ergibt 365 ms. Teilt man 1000ms durch 365 ms, erhält man die Frequenz von 2.74 Hz. Bei jedem Durchgang wurden 1000 Bilder gezeigt. Multipliziert man das mit den 15.11 ms Darbietungszeit des einzelnen Bildes so erhält man die Länge eines Durchganges, nämlich 15.11 s. Entsprechend wurden die anderen Frequenzen generiert (Tab. 4.1)

Die Leuchtdichte der Stereoreize, gemessen auf der Monitoroberfläche, war zentral  $9.2 \text{ cd/m}^2$  und peripher  $8.0 \text{ cd/m}^2$ .

Die Leuchtdichtemessung wurde mit einem Minolta Luminance Meter  $1^\circ$  vorgenommen.

2.74Hz-Reiz	6 querdisparate Bildpaare	6 non- querdisparate Bildpaare
4.12Hz-Reiz	4 querdisparate Bildpaare	4 non- querdisparate Bildpaare
5.49Hz-Reiz	3 querdisparate Bildpaare	3 non- querdisparate Bildpaare.
8.24Hz-Reiz	2 querdisparate Bildpaare	2 non- querdisparate Bildpaare
16.48Hz-Reiz	1 querdisparates Bildpaar	1 non- querdisparates Bildpaar

Tab. 4.1 zeigt die Anzahl der querdisparaten und non-querdisparaten Bildpaare, die benötigt wurden, um die einzelnen Reizfrequenzen zu generieren.

## 4.2 Apparaturen

Der Präsentation des Reizes diente ein 24“ Monitor (ELSA-ECOMO 24H96). Die Monitorfrequenz betrug 66.16Hz. Darauf wurde, wie schon oben erläutert, ein schwarz-weiß Kontrast-Schachbrett und ein dRDS-Schachbrett in unterschiedlichen Frequenzen dargeboten. Der schematische Versuchsaufbau für die dRDS-Schachbretter ist auf der Abbildung 4.1.1 im Anhang dargestellt. Die Stereobilder für die Gesichtsfeldpositionen links, zentral oder rechts, wurden mit Hilfe des Programms PictMaker auf einem Apple Macintosh Computer erzeugt und wurden dann von dem Programm PictViewer auf dem oben genannten Monitor präsentiert (Schier, Skrandies und Jedyak, 2001).

Dabei verwendeten wir die sehr wertvolle und dem neuesten technischen Standard entsprechende Shutter-Brille (CAMBRIDGE RESEARCH SYSTEMS, FE-1). Die Brille okkludierte alternierend mit einer Frequenz von 66.16Hz beide Augen. Dabei wurde entsprechend jede 15,11 ms ein neues Bild auf dem Monitor generiert. Um die Verarbeitung der visuellen Reize darzustellen, wurde ein kontinuierliches EEG in 30 Kanälen zwischen Cz und Inion abgeleitet. Die Elektrodenabstände betrugen 10% der Nasion-Inion Distanz. Die hintere Elektrodenreihe lag im Inionbereich. Abgedeckt war somit der Okzipital-, Temporal-, und Parietalbereich. Als Referenz diente eine von Cz 10% posterior gelegene Elektrode. Bei der Auswertung erfolgte die Umrechnung auf die Mittelwertsreferenz.

Der EEG-Messung diente die neu auf den Markt gekommene und in unserem Versuch sich hervorragend bewährte Haube (Easy-Cap, Modulares EEG-Ableithaubensystem von FMS). Nach Entfettung der Kopfhaut mit 99,9%igem Ethanol wurde als Kontaktmedium zwischen Kopfhaut und Elektrode ein Abralytgel 2000 (von FMS) appliziert. Die Impedanzen lagen unter 10k $\Omega$ .

Die Potentiale der 30 Elektroden wurden in einen Vorverstärker, danach in den dazugehörigen Verstärker (Braintronics Control-1032) eingespeist und wurden vom  $\mu$ Volt- in Volt-Bereich um den Faktor 105 verstärkt. Die Abtastrate betrug 500Hz und der Bandpass war zwischen 0.1 - 70 Hz. Die Signale gelangten in den Messrechner und wurden AD-gewandelt. Die Potentiale wurden in dem Messprogramm RT-EDAS (Meyer & Heinen) dargestellt, das der Echtzeiterfassung und Echtzeitberechnung der Werte dient. Ein EOG (Elektrookkulogramm) wurde jeweils mit zwei an den lateralen Lidwinkeln sowie supra- und infraorbital gelegenen Augenelektroden gemessen. Hiermit waren Liedschlagartefakte gut zu erkennen.

### **4.3 Versuchsdurchführung**

An den Hauptversuchen nahmen 26 junge, gesunde, stereosehende Versuchspersonen teil. Der Altersdurchschnitt lag bei 23 Jahren (Das Alter der Versuchspersonen lag zwischen 17 und 29 Jahren). Die Probanden



unterscriben ein Einverständniserklärung (siehe Anhang), nachdem sie über den Ablauf des Versuchs instruiert worden waren.

Zur Überprüfung des Stereosehens wurde der TNO-Test durchgeführt. Mit einer rot-grün Brille erkennt der Stereosehende dreidimensionale geometrische Figuren. Damit kann eine Stereosehfähigkeit zwischen 15" und 480" gemessen werden. Der Visus wurde anhand von Landolt-Ringen überprüft.

Nach Befestigung der EEG- und EOG-Elektroden nahmen die Probanden in einem abgedunkelten und klimatisierten Versuchsraum auf einem bequemen, mit Armstützen ausgestatteten Sessel Platz. Während des Experiments legte der Proband den Kopf in eine dafür vorgesehene Halterung. Das Kinn lag in einer Stütze, die Stirn lag dem Bügel der Halterung an. Die Probanden wurden instruiert, ruhig und entspannt zu sitzen, und den Fixationspunkt in der Mitte des Monitors aufmerksam zu betrachten. An dem Fixationspunkt erschienen in zeitlich randomisierter Abfolge Zufallszahlen, die addiert werden sollten. Die Intervalle in denen die Zufallszahlen erschienen, unterlagen keiner Periodizität, so dass die Versuchsperson angehalten war, ständig zu fixieren, um nicht eine Zufallszahl zu verpassen. Die letzte Zufallszahl war unmittelbar vor dem Durchgangsende zu sehen, sodass sichergestellt war, dass die Versuchsperson bis zum Ende des Durchgangs die Fixation beibehielt.

Zusätzlich sollten sich die Versuchspersonen bei dem dRDS-Schachbrettreiz merken, wo sich das Muster befand, und ob es aus der Bildelebene herausprang oder nicht. Nachdem alle Vorbereitungen getroffen waren, begann der Versuch entsprechend dem Protokoll.

Der Durchgang der Kontrast-Schachbretter dauerte 80s, der Durchgang der dRDS-Schachbretter dauerte 15s. Es wurden 7 Durchgänge der Kontrast-Schachbretter und 150 (5 Frequenzen x 3 Lokalisationen mit je 10 Wiederholungen) der dRDS-Schachbretter präsentiert. Nach jedem Durchgang wurden Daten mündlich erhoben, bei den Kontrast-Schachbrettern die Summe der Zufallszahlen, die während der 80s Darbietungszeit addiert werden mussten, bei den dRDS-Schachbrettern im Rahmen eines forced choice Experiments (Wahlpflichtexperimenten) die Zufallszahlensumme der 15 s Darbietungszeit und zusätzlich, wo das Muster

lokalisiert war (links, zentral oder rechts), und ob es aus der Bildschirmenebene heraussprang oder stand. Pausen wurden jeweils auf Wunsch der Versuchspersonen eingelegt.

#### **4.4 Auswertung**

Während der Darbietung der Kontrast - und der Stereoschachbretter wurde ein kontinuierliches 30 - Kanal - EEG registriert. Pro Durchgang wurden jeweils 363 Datenpunkte aufgezeichnet. Die Abtastfrequenz betrug 500 Hz, das entspricht einem Abtastintervall von 2 ms.

Nach der Ableitung wurde das EEG anhand eines Eichsignals von 10 Hz und 50  $\mu$ V kalibriert und auf Artefakte (markante Alphawellen, Muskelartefakte, Lidschläge und Augenbewegungen) kontrolliert. Diese wurden offline eliminiert. Anschließend wurden die artefaktfreien Intervalle vom Beginn des Reizes bis 720 ms danach zu visuell evozierten Potentialen ("steady-state"-VEPs) gemittelt. Die gemittelten VEPs wurden auf die Mittelwertsreferenz bezogen, die sich aus dem Mittelwert der Spannungen aller Kanäle berechnen lässt. Diese wird im Anschluss von jedem einzelnen Kanal abgezogen. Dadurch erlangt man eine Unabhängigkeit von der Referenzelektrode (Lehmann & Skrandies 1980). Als datenreduzierendes Maß, kann man zu jedem Zeitpunkt von allen Elektrodenwerten die Globale-Feld-Stärke (GFP) errechnen. Sie stellt die räumliche Standardabweichung der Spannungen aller Elektroden vom Mittelwert dar und ist ein Maß für die totale elektrische Feldstärke (Lehmann & Skrandies 1980).

Die Daten wurden mit Hilfe der Fouriertransformation (Fast-Fourier-Transformation, FFT) quantifiziert. Nach einer Spektralanalyse wurden die relevanten Frequenzen extrahiert. Die 30 Einzelwerte der EEG-Ableitung flossen in die Software „Mathematica“, die von Dr. Jedynak so programmiert wurde, dass topographische Amplitudenkarten berechnet wurden. Die Daten wurden weiterhin nach verschiedenen Aspekten ausgewertet. Dabei wurden statistische Tests, wie der t-Test und die Varianzanalyse angewendet.

## 5 Ergebnisse

Im Rahmen des durchgeführten Versuches wendeten wir Kontrastschachbretter, die zur Überprüfung der Auslösbarkeit visuell evozierter Potentiale dienten, und dRDS (dynamic random-dot stereogram) Schachbrettmuster an. Im psychophysischen Versuchsteil wollten wir gesichtsfeldabhängig herausfinden, bei welcher individuell unterschiedlichen Frequenz der Übergang zwischen Bewegung in der Tiefe und im Raum stehendem Reiz liegt.

Die mündlichen Angaben bezüglich Reizlokalisation und wahrgenommener Bewegung oder Stehen des Reizes, wurden in dem Versuchsprotokoll erfasst.

Während der Reizpräsentation wurde ein kontinuierliches EEG registriert, um die visuell evozierten Potentiale darstellen zu können.

### 5.1 Psychophysik

Wie schon in den Methoden ausführlich beschrieben, dienten als Reize dRDS (dynamic random-dot stereogram) Schachbrettmuster. Die Reize wurden nach dem Zufallsprinzip in der Mitte oder der linken oder rechten Hälfte des Monitors präsentiert und pulsierten mit den Frequenzen 2.74 Hz, 4.12 Hz, 5.49 Hz, 8.24 Hz und 16.48 Hz aus der Monitorebene. Ein Durchgang des Darbietens des dRDS-Schachbrettreizes dauerte jeweils 15 s. Während dieser Darbietungszeit pulsierten die Stereoschachbretter mit einer der angegebenen Frequenzen. Es wurden insgesamt 150 Durchgänge (5 Frequenzen mal 3 Lokalisationen mit je 10 Wiederholungen) in randomisierter Abfolge präsentiert.

An einem Fixationspunkt in der Mitte des Monitors, erschienen in zeitlich unterschiedlicher Abfolge Zufallszahlen, die von den Probanden addieren werden sollten. Gleichzeitig sollten die Probanden mit dem peripheren Gesichtsfeld wahrnehmen, wo sich das Muster befand, und ob es pulsierte oder stand.

Nach jedem Durchgang wurden die Daten der Wahlpflichtaufgabe (forced choice) mündlich erhoben.

Bei den dRDS-Schachbrettern sollten die Versuchspersonen angeben, wo das Muster lokalisiert war (links oder zentral oder rechts), und ob es aus der Bildschirmenebene heraussprang oder stand.

Zur Überprüfung der Fixation wurde die Zufallszahlensumme der 15 s Darbietungszeit protokolliert. Ebenso wurde auch die Summe der Zufallszahlen, die aus der 80 s Darbietungszeit der Kontrastschachbrettreihe resultierte, ins Protokoll aufgenommen.

Die mündlich erhobenen Angaben des dRDS – Reizes sind Gesichtsfeldabhängig in Abb. 5.1 dargestellt.

Auf der x-Achse sind die Frequenzen als logarithmische Werte aufgetragen, (log 2.74 entspricht 0.43, log 16.48 entspricht 1.21).

Auf der y-Achse sind die Angaben der Versuchsperson als %-Nicht Wechsel (keine Bewegung in der Tiefe) dargestellt.

Bei niedrigen Frequenzen wie 2.74 Hz ist die Bewegung in der Tiefe gut erkennbar. Mit zunehmender Frequenz wird es immer schwieriger eine Pulsation wahrzunehmen und bei 16.48 Hz pulsiert das Schachbrett so schnell, dass der Eindruck eines stehenden Reizes entsteht.

Diesen Einzelwerten wurde eine sigmoide Kurve mit Hilfe des PsychoFit – Programms von L. Harvey (<http://psych.colorado.edu/~lharvey>) angepasst und die Schwelle berechnet (in Abb. 5.1 dargestellt mit der vertikalen grauen Linie).

Die starke Steigung der sigmoide Kurve ist ein Indiz dafür, dass die Schwelle sich in einem eng umschriebenen Frequenzbereich befindet.. Sie stellt den individuell unterschiedlichen Übergang zwischen Bewegungssehen in der Tiefe und im Raum stehendem Reiz dar und war ein von uns willkürlich festgelegtes Kriterium von 50 % Nicht-Wechsel.

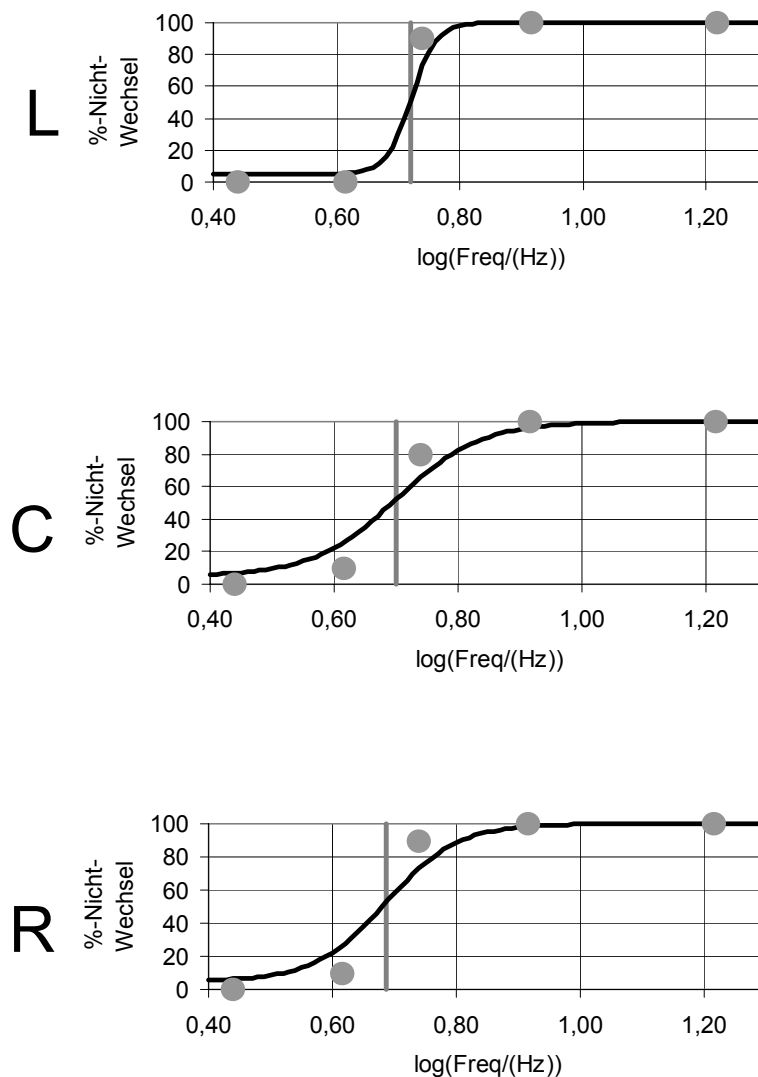


Abb. 5.1: Frequenzabhängige Wahrnehmung von Bewegung in der Tiefe für das linke L, zentrale C und rechte R Gesichtsfeld einer Versuchsperson.

Auf der x-Achse sind die Frequenzen als logarithmische Werte dargestellt. Auf der y-Achse sind die Versuchspersonenangaben als %-Nicht Wechsel (keine Bewegung in der Tiefe) aufgetragen. Bei geringen Frequenzen ist die Bewegung in der Tiefe gut feststellbar. Mit steigender Frequenz ist es immer schwieriger eine Pulsation wahrzunehmen, bei höheren Frequenzen entsteht der Eindruck eines stehenden Reizes.

Den Einzelwerten wurde eine sigmoide Kurve angepasst und die Schwelle berechnet, hier dargestellt mit der vertikalen grauen Linie. Die Schwelle indiziert den individuell unterschiedlichen Übergang zwischen Bewegungssehen in der Tiefe und im Raum stehendem Reiz.

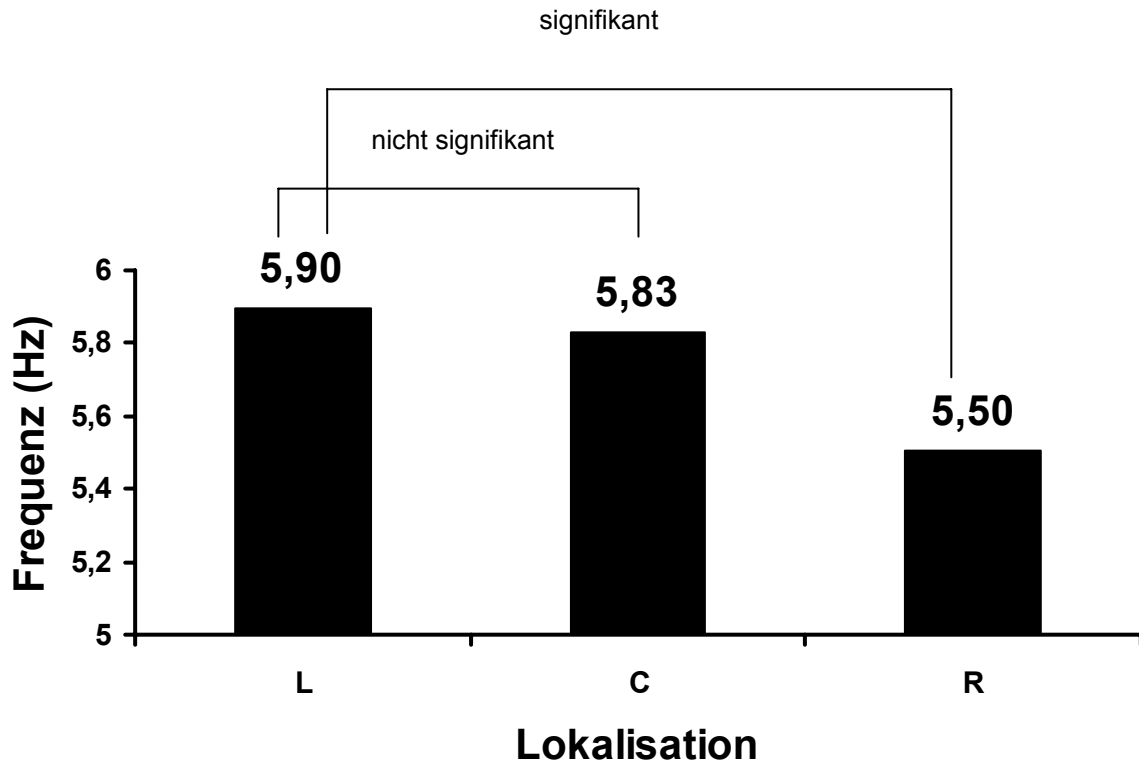


Abb. 5.2: Mittelwert der Schwellen von 23 Versuchspersonen.

Auf der x-Achse ist das linke L, zentrale C und rechte R Gesichtsfeld aufgetragen.

Auf der y-Achse ist gesichtsfeldabhängig der Mittelwert der Schwellen aller 23 Versuchspersonen dargestellt.

Der zweiseitige t-Test zeigt, dass die Schwelle im rechten Gesichtsfeld mit 5.5Hz signifikant kleiner als links mit 5.9Hz ist. Im zentralen Gesichtsfeld lag die Schwelle bei 5.83Hz. Dabei bestand zwischen linkem und zentralem Gesichtsfeld kein signifikanter Unterschied ( $t = 0.32$ ,  $P = 0.7497$ ), zwischen zentralem Gesichtsfeld und rechtem Gesichtsfeld ein beinahe signifikanter Unterschied ( $t = 2.03$ ,  $P = 0.0539$ ) und zwischen rechtem Gesichtsfeld und linkem Gesichtsfeld ein signifikanter Unterschied ( $t = 2.69$ ,  $P = 0.0131$ ).

Die Schwelle wurde für jede der 23 Versuchspersonen berechnet. Der Mittelwert der Schwellen ist in Abb. 5.2. dargestellt. Ein zweiseitiger t-Test zeigt, dass die Schwelle im rechten Gesichtsfeld mit 5.5Hz signifikant kleiner als links mit 5.9Hz ist. Zentral lag die Schwelle bei 5.83Hz. Dabei ergab sich links gegen zentral kein signifikanter Unterschied ( $t = 0.32$ ,  $P = 0.7497$ ), zentral gegen rechts ein fast signifikanter Unterschied ( $t = 2.03$ ,  $P = 0.0539$ ) und rechts gegen links ein signifikanter Unterschied ( $t = 2.69$ ,  $P = 0.0131$ ). Deshalb prüften wir, ob die Größe der Vertrauensintervalle der Schwellen einen Unterschied zueinander aufweisen und berechnete den Standardfehler des Mittelwertes, um eine Aussagen über die Genauigkeit der Werte zu erhalten. Für das linke Gesichtsfeld war der Mittelwert  $m = 0.23$ , für das zentrale  $m = 0.19$  und für das rechte  $m = 0.21$ . Der zweiseitige t-Test ergab keine signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Werten der Vertrauensintervalle. Links gegen zentral war kein signifikanter Unterschied ( $t = 1.75$ ,  $P = 0.0920$ ), zentral gegen rechts war kein signifikanter Unterschied ( $t = 0.70$ ,  $P = 0.4930$ ) und rechts gegen links war ebenfalls kein signifikanter Unterschied ( $t = 0.88$ ,  $P = 0.3890$ ) festzustellen.

## 5.2 Elektrophysiologie

Im elektrophysiologischen Versuchsteil wollten wir herausfinden, ob zuverlässig evozierte Hirnaktivität gefunden und quantitativ analysiert werden kann, wenn mit Kontrast- und - speziell in unserem Versuch - mit dRDS-Schachbrettreizen stimuliert wird.

Das EEG wurde nach Ableitung auf Artefakte (markante Alphawellen, Lidschläge, Augenbewegungen und Muskelartefakte) untersucht, die offline eliminiert wurden. Die artefaktfreien Intervalle wurden zu visuell evozierten Potentialen ("steady-state"-VEPs) gemittelt.

Nach der Frequenzanalyse mit Hilfe der Fast-Fourier-Transformation (FFT) wurden aus den Leistungsspektren die relevanten Frequenzen (1.37 Hz und ihre ganzzahligen Vielfachen) entnommen.

Es entstand eine Amplitudenkartenserie bei verschiedenen Frequenzen, in der die Amplitudenverteilung der reizbezogenen Frequenzen und ihrer Oberwellen sichtbar wurden.

### 5.2.1 Frequenzbezogene Amplitudenkartenserien

#### 5.2.1.1 Frequenzbezogene Amplitudenkartenserien der Kontrastschachbrettmuster

Das visuelle System kann, wie in Kapitel 2.2 erläutert wurde, durch verschiedenartige Lichtstimuli gereizt werden.

Um zu überprüfen, ob bei unseren Versuchspersonen visuell evozierte Potentiale abgeleitet werden können, setzten wir Kontrastschachbrettreize ein. Bekannt ist, dass im Falle einer Reizung mit Kontrastschachbrettern, das visuelle System sowohl durch den Wechsel der Karofarbe von schwarz nach weiß als auch durch den Wechsel der Karofarbe von weiß nach schwarz aktiviert wird. Dieser Wechsel des Karos von schwarz nach weiß nach schwarz entspricht einer Periode. Die Zeitspanne in der sich dieser Wechsel vollzieht, stellt die Reizfrequenz  $f$  dar. Die physikalische Frequenz



gibt die Musterwechsel pro Sekunde (reversals per second) an und ist dementsprechend doppelt so groß wie die Reizfrequenz.

Den Beweis dafür, dass unser Gehirn im Falle eines Reizes mit Kontrastschachbrettern sowohl von dem Wechsel der Karos (reversals) von schwarz nach weiß und von weiß nach schwarz zurück stimuliert wird, liefern die frequenzbezogenen Amplitudenkartenserien der einzelnen Reizfrequenzen (Abb. 5.3 – Abb. 5.7).

Dabei stellt eine Amplitudenkarte die einzelnen Potentiale der 30 Elektroden dar, die aus dem Leistungsspektrum bei der interessierenden Frequenz extrahiert wurden.

Durch eine Interpolation zwischen den Amplitudenwerten der einzelnen Elektroden erhielt man Isopotentiallinien. Eine Isopotentiallinie ist aus Punkten gebildet, die die gleiche Amplitudenstärke besitzen.

Wird ein Kontrastschachbrettreiz dargeboten, registrieren wir in den frequenzbezogenen Amplitudenkarten eine Antwort über dem okzipitalen Kortex bei der doppelten Reizfrequenz  $2 f$  (Musterwechsel oder physikalischen Frequenz). Zusätzlich findet man Antworten bei den ganzzahligen Vielfachen der doppelten Reizfrequenz. Die Amplitudengröße nimmt mit zunehmenden Oberwellen dabei nach und nach ab.

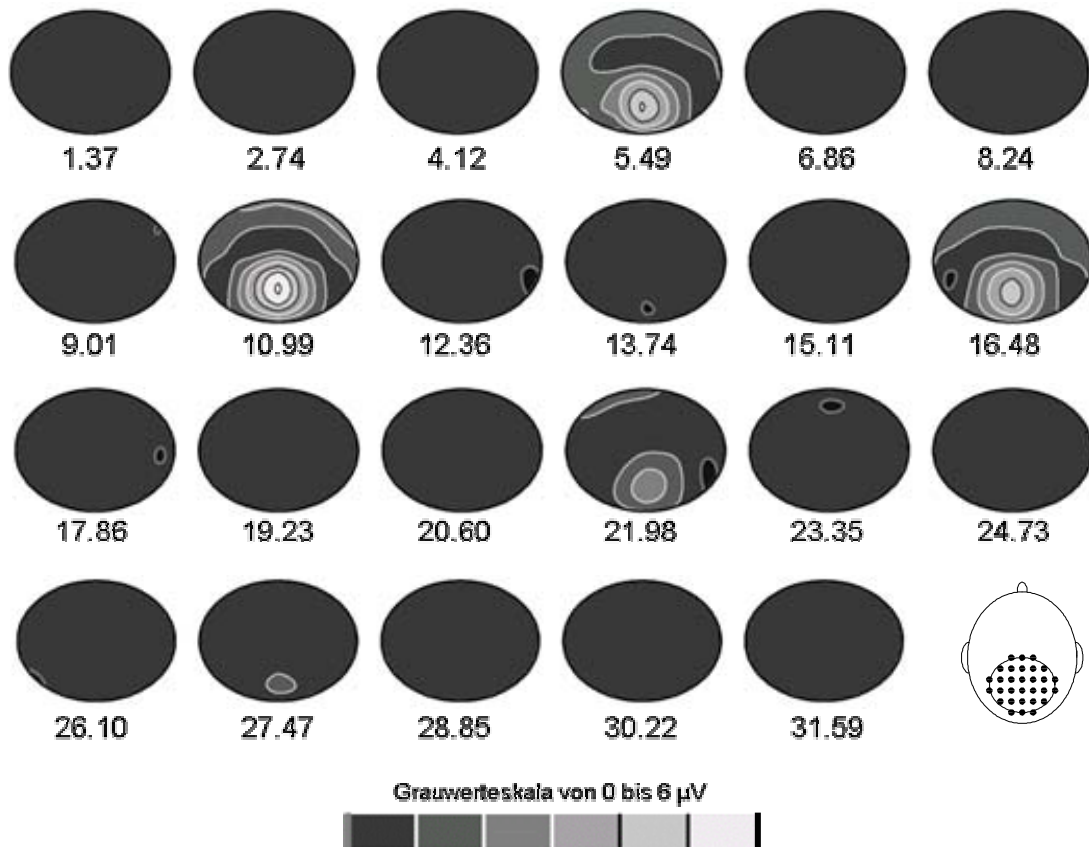


Abb. 5.3: Frequenzbezogene Amplitudenkartenserie der Reizfrequenz 2.74 Hz einer Versuchsperson.

Deutlich wird, dass bei dem 2.74 Hz Kontrastschachbrettreiz mit 5.49 Musterwechsel pro Sekunde eine Antwort in der frequenzbezogenen Amplitudenkarte bei 5.49 Hz der doppelten Reizfrequenz sichtbar wird. Man erkennt weiterhin eine klare Antwort in der Karte bei 10.99 Hz.

(1. Oberwelle) und sukzessiv schwächer werdende Antworten bei 16.48 Hz (2. Oberwelle), 21.98 Hz (3. Oberwelle) und 27.47 Hz (4. Oberwelle).

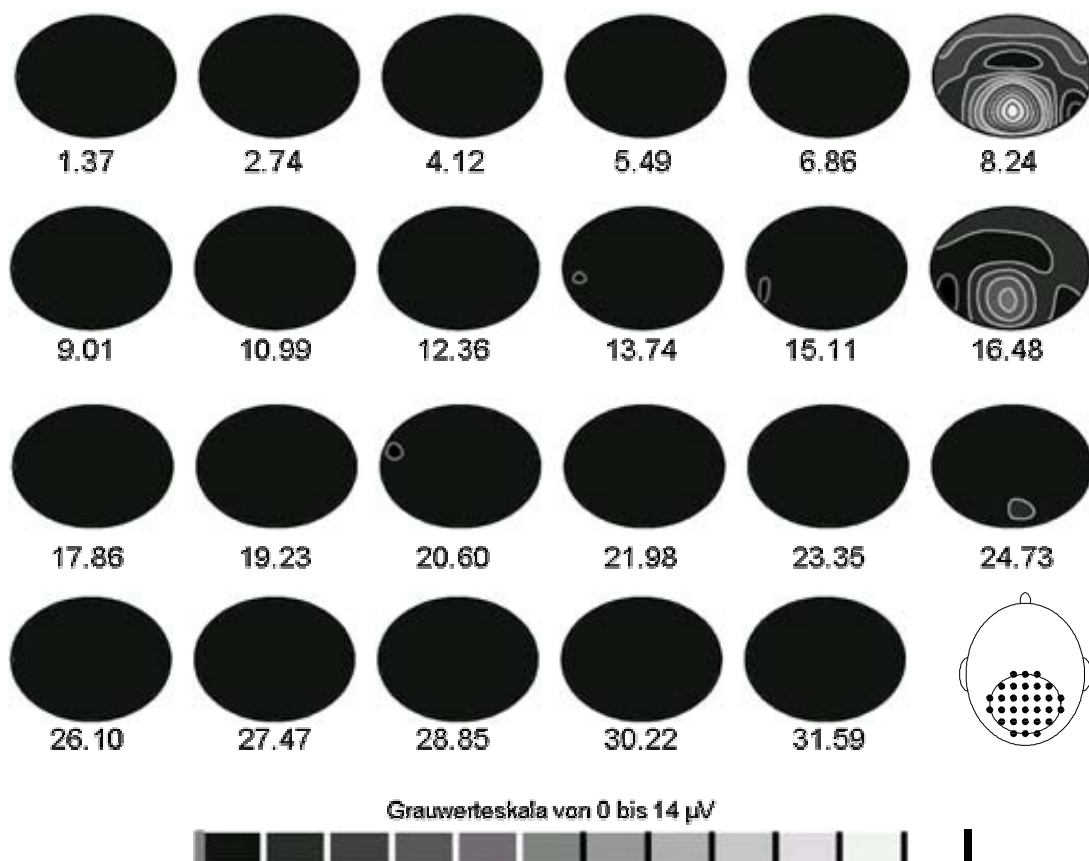


Abb. 5.4: Frequenzbezogene Amplitudenkartenserie der Reizfrequenz 4.12 Hz einer Versuchsperson. Auf den 4.12 Hz Kontrastschachbrettreiz hin, erkennt man die größte Aktivität bei der doppelten Reizfrequenz 8.24 Hz. Zusätzlich stellen sich schwächer werdende Antworten bei 16.48 Hz (1. Oberwelle) und 24.73 Hz (2. Oberwelle) dar.

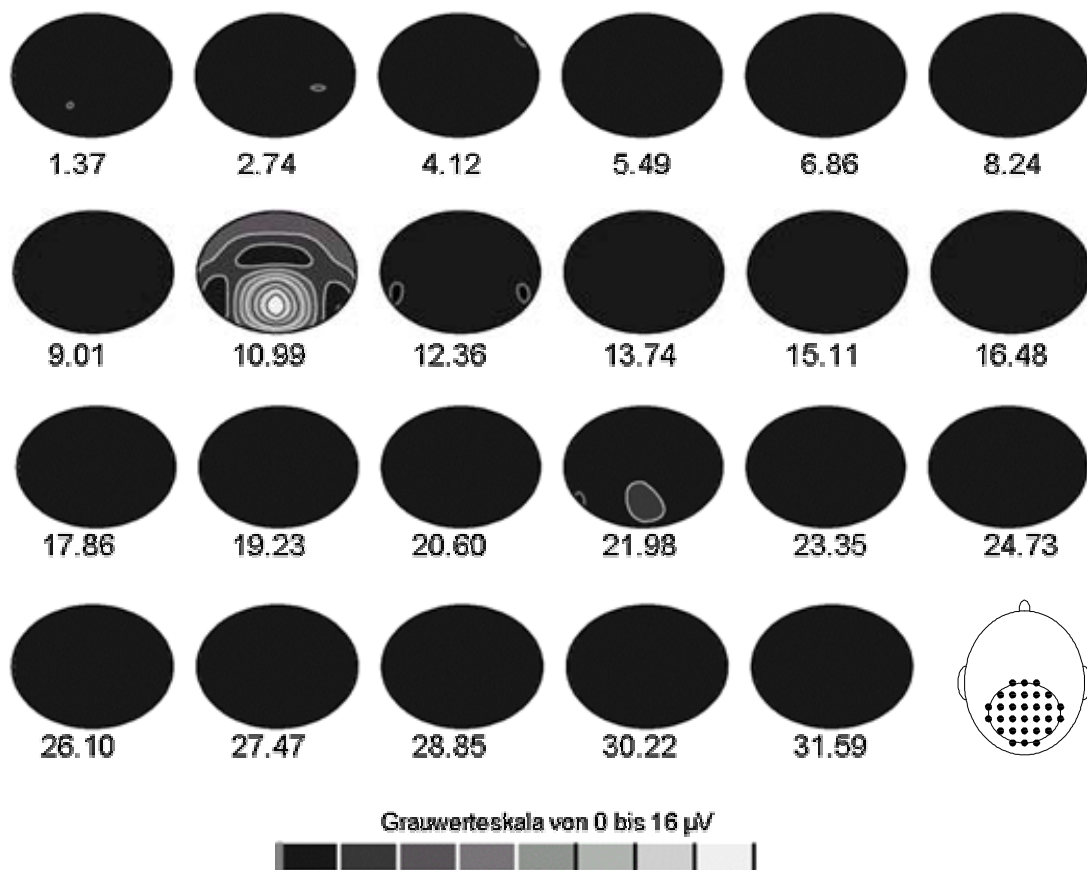


Abb. 5.5: Frequenzbezogene Amplitudenkartenserie der Reizfrequenz 5.49 Hz einer Versuchsperson.

Auf den 5.49 Hz Kontrastschachbrettreiz hin, erkennt man die größte Aktivität bei der doppelten Reizfrequenz 10.99 Hz. Die 1. Oberwelle ist bei 21.98 Hz mit einer geringen Amplitude erkennbar.

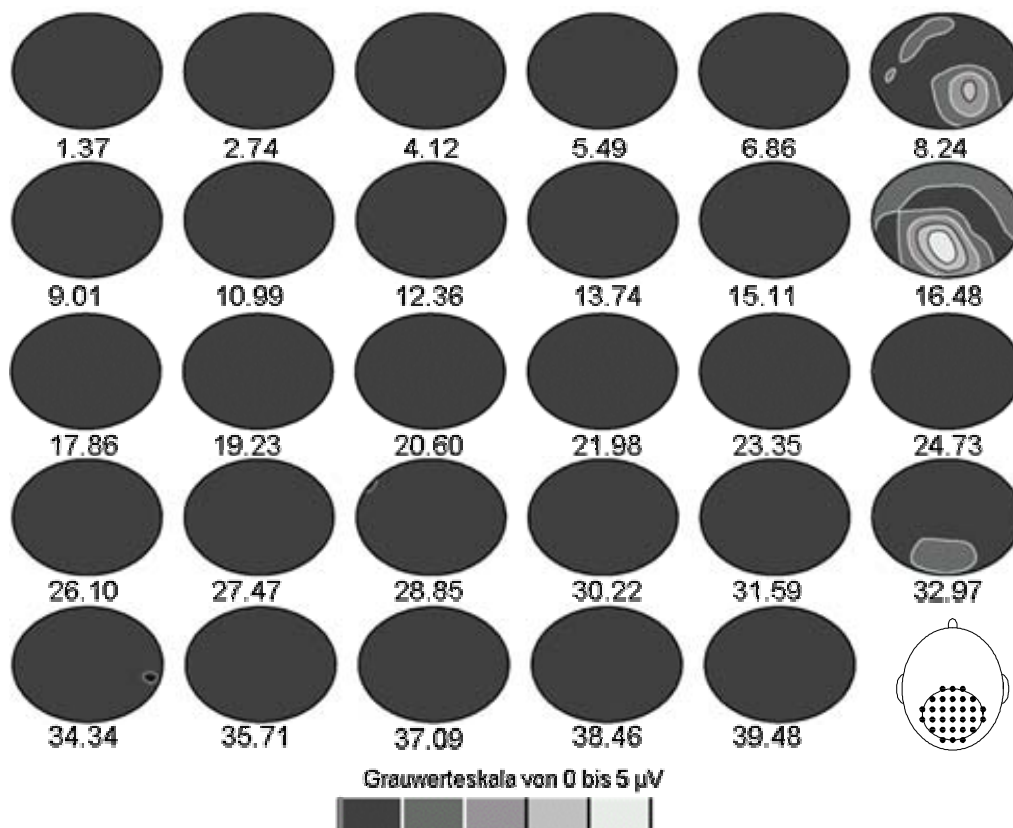


Abb. 5.6: Frequenzbezogene Amplitudenkartenserie der Reizfrequenz 8.24 Hz einer Versuchsperson. Eine Maximale Amplitude ist bei der doppelten Reizfrequenz 16.48 Hz erkennbar. Die 1. Oberwelle ist bei 32.97 Hz geringer ausgeprägt. Man sieht zusätzlich eine geringe Amplitude bei 8.24 Hz, die auf eine nicht genaue Fixation zurückzuführen sein könnte.

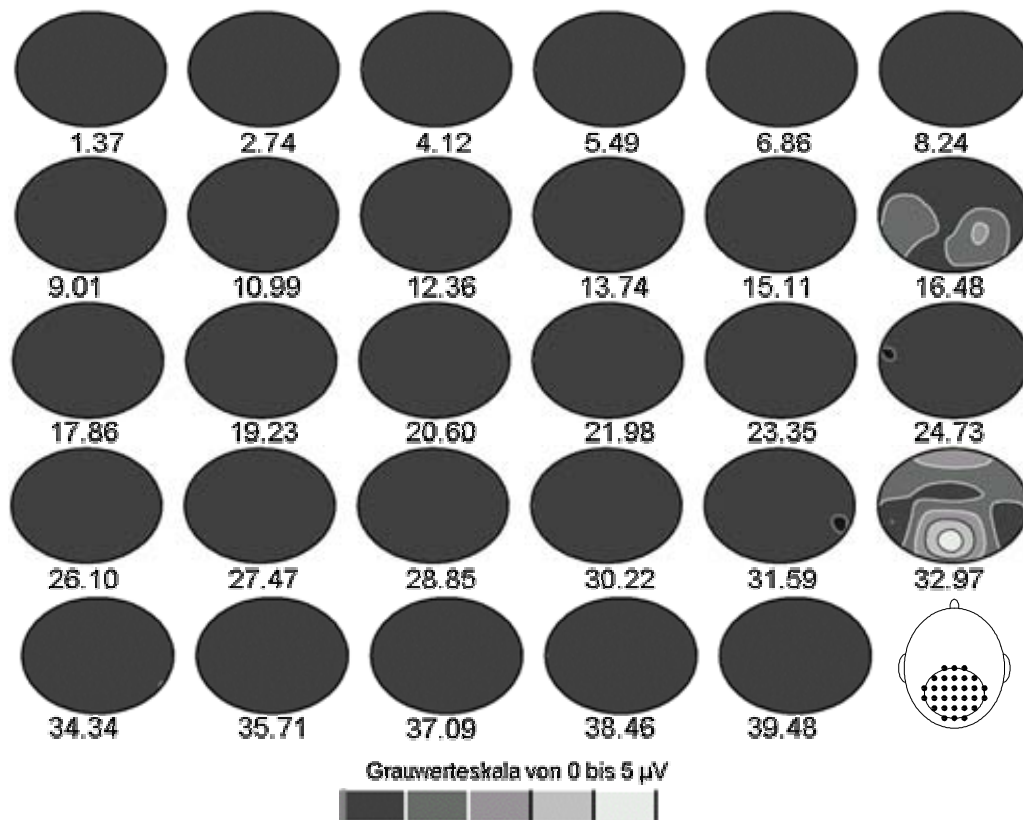


Abb. 5.7: Frequenzbezogene Amplitudenkartenserie der Reizfrequenz 16.48 Hz einer Versuchsperson.

Auf den 16.48 Hz Kontrastschachbrettreiz hin, erkennt man die größte Aktivität bei der doppelten Reizfrequenz 32.97 Hz. Die geringe Amplitude bei 16.48 Hz könnte auf eine nicht genaue Fixation zurückzuführen sein.

### **5.2.1.2. Frequenzbezogene Amplitudenkartenserien der dRDS-Schachbrettmuster**

Reizt man das visuelle System mit dRDS (dynamic random-dot stereogram) Schachbrettern, dann findet man im Vergleich zu den Kontrastschachbrettreizen folgende Unterschiede in der Amplitudenkartenserie.

Bei den dRDS Schachbrettern erkennt man in den frequenzbezogenen Amplitudenkarten eine Antwort über dem okzipitalen Kortex bei der einfachen Reizfrequenz  $f$ , während bei den Kontrastschachbrettreizen Antworten bei der doppelten Reizfrequenz auftreten.

Das visuelle System wird bei dRDS Schachbrettstimulation durch das Herausspringen des Reizes aus der Monitorebene (Reiz mit gekreuzter horizontaler Disparität) gereizt.

Das Zurückspringen des Reizes in die Monitorebene (Reiz ohne horizontale Disparität) stellt einen schwächeren Reiz auf das visuelle System dar.

Deutlich wird dieses in den frequenzbezogenen Amplitudenkartenserien der einzelnen Reizfrequenzen (Abb. 5.8 – Abb. 5.12).

Wird ein dRDS Schachbrettreiz präsentiert, registrieren wir in den frequenzbezogenen Amplitudenkarten eine Antwort über dem okzipitalen Kortex bei der einfachen Reizfrequenz  $f$ . Zudem erkennt man Antworten bei den ganzzahligen Vielfachen der Reizfrequenz. Die Amplitudengröße nimmt mit steigender Ordnung der Oberwellen ab.

Man erkennt, dass bei dem 2.74 Hz dRDS Schachbrettreiz eine Antwort in der frequenzbezogenen Amplitudenkarte bei 2.74 Hz über dem okzipitalen Kortex sichtbar ist. Weiterhin stellen sich schwächer werdende Antworten in der 5.49 Hz (1. Oberwelle) in der 8.24 Hz (2. Oberwelle), 10.99 Hz (3. Oberwelle) Amplitudenkarte dar.

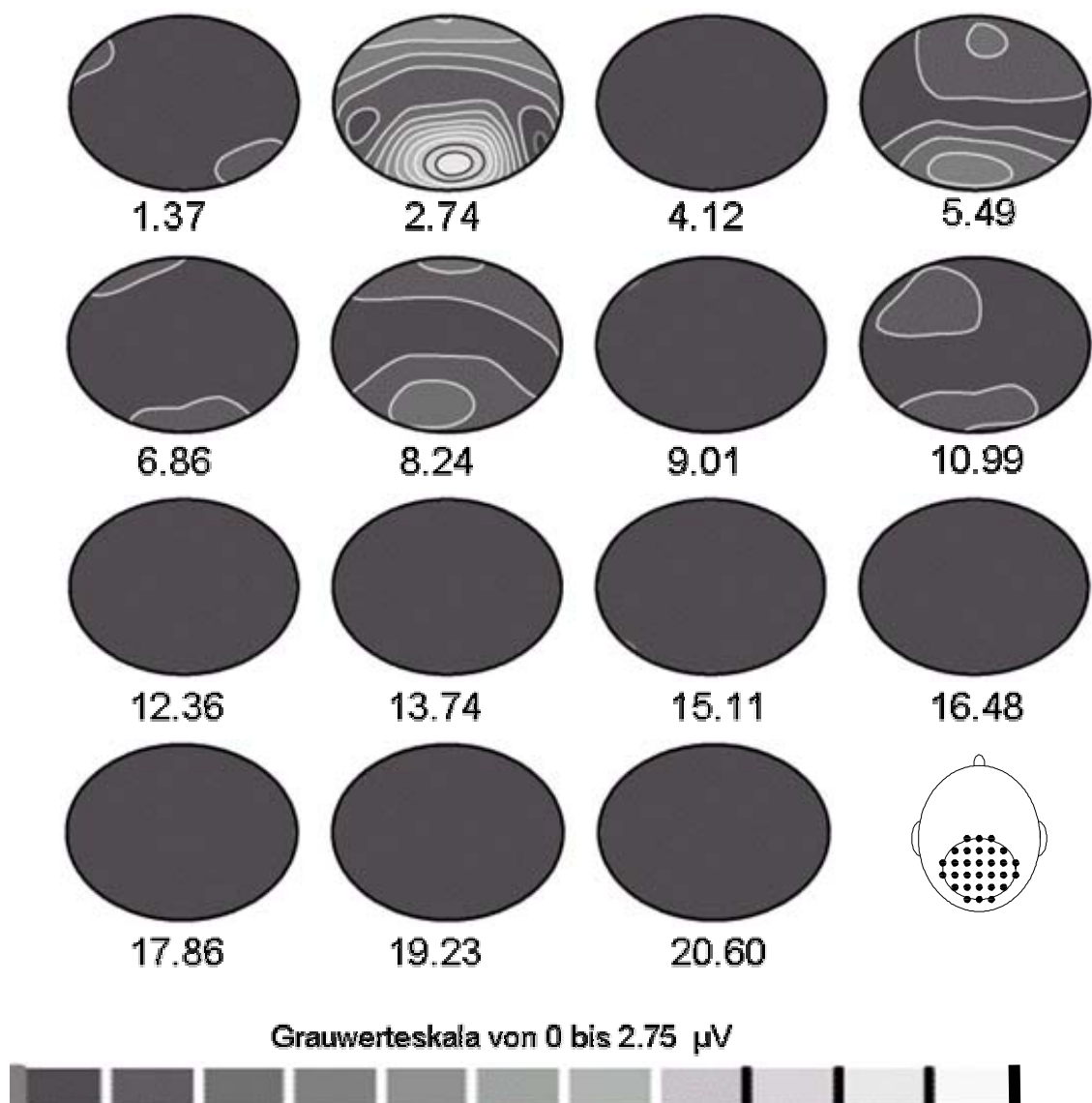


Abb. 5.8: Frequenzbezogene Amplitudenkartenserie der Reizfrequenz 2.74 Hz einer Versuchsperson. Antworten sind in der Amplitudenkarte bei 2.74 Hz sichtbar. Schwächer werdende Antworten sind in der 5.49 Hz (1. Oberwelle) in der 8.24 Hz (2. Oberwelle), 10.99 Hz (3. Oberwelle) Amplitudenkarte sichtbar.



Reizt man mit der Frequenz 4.12 Hz, so findet man eine Antwort in der entsprechenden frequenzbezogenen Amplitudenkarte und bei der ersten Oberwelle 8.24 Hz.

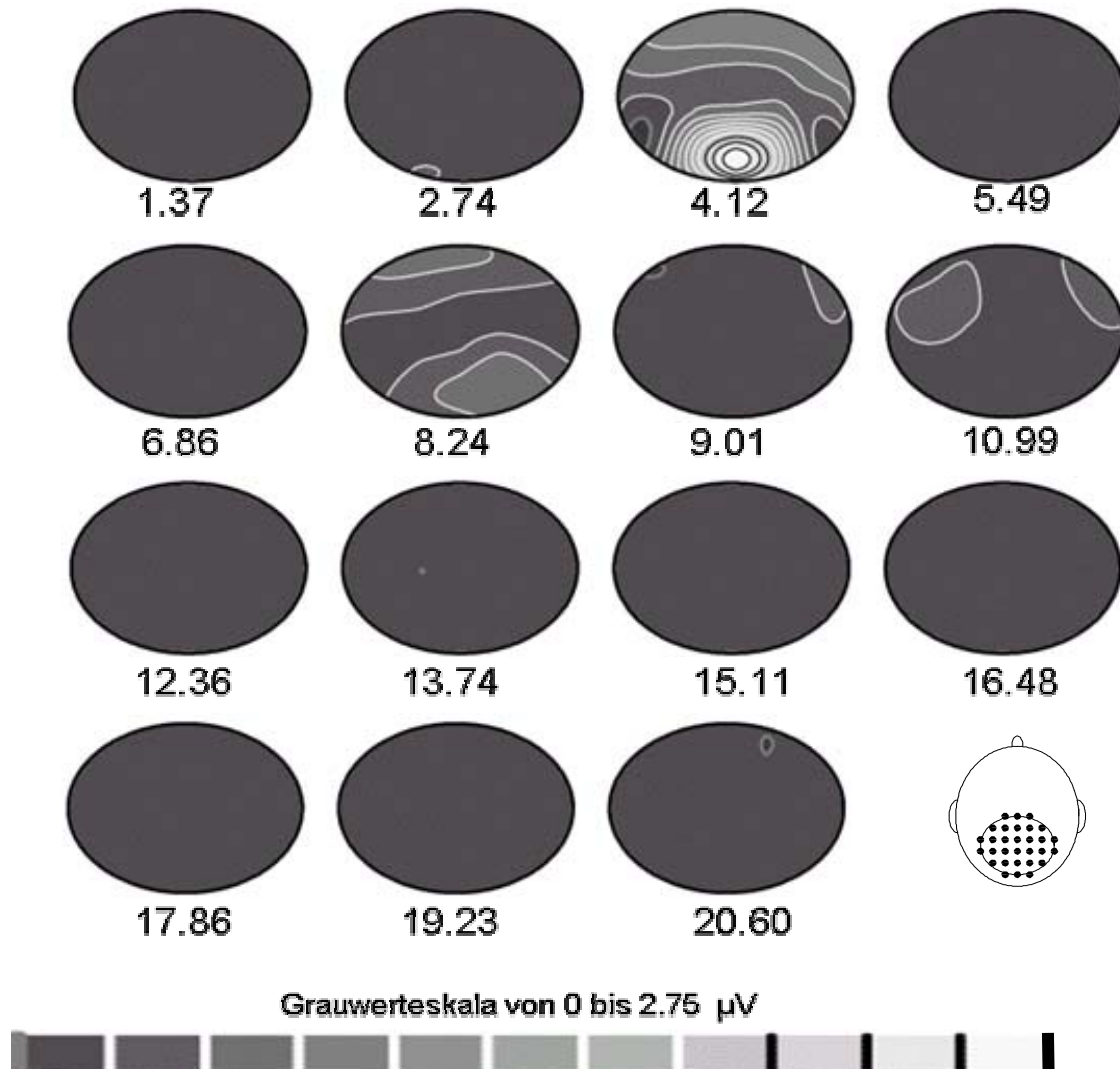


Abb. 5.9: Frequenzbezogene Amplitudenkartenserie der Reizfrequenz 4.12 Hz einer Versuchsperson. Antworten sind in der 4.12 Hz und und der 8.24 Hz (1. Oberwelle) Amplitudenkarte sichtbar.

Beim 5.49 Hz dRDS-Schachbrettreiz befinden sich Antworten in der entsprechenden frequenzbezogenen Amplitudenkarte, bei der ersten Oberwelle 10.99 Hz und der zweiten Oberwelle 16.48 Hz. Die 10.99 Hz Antwort scheint zusätzlich durch  $\alpha$ -Aktivität überlagert zu sein, die auch in der 8.24 Hz und 9.61 Hz Karte zu erkennen ist.

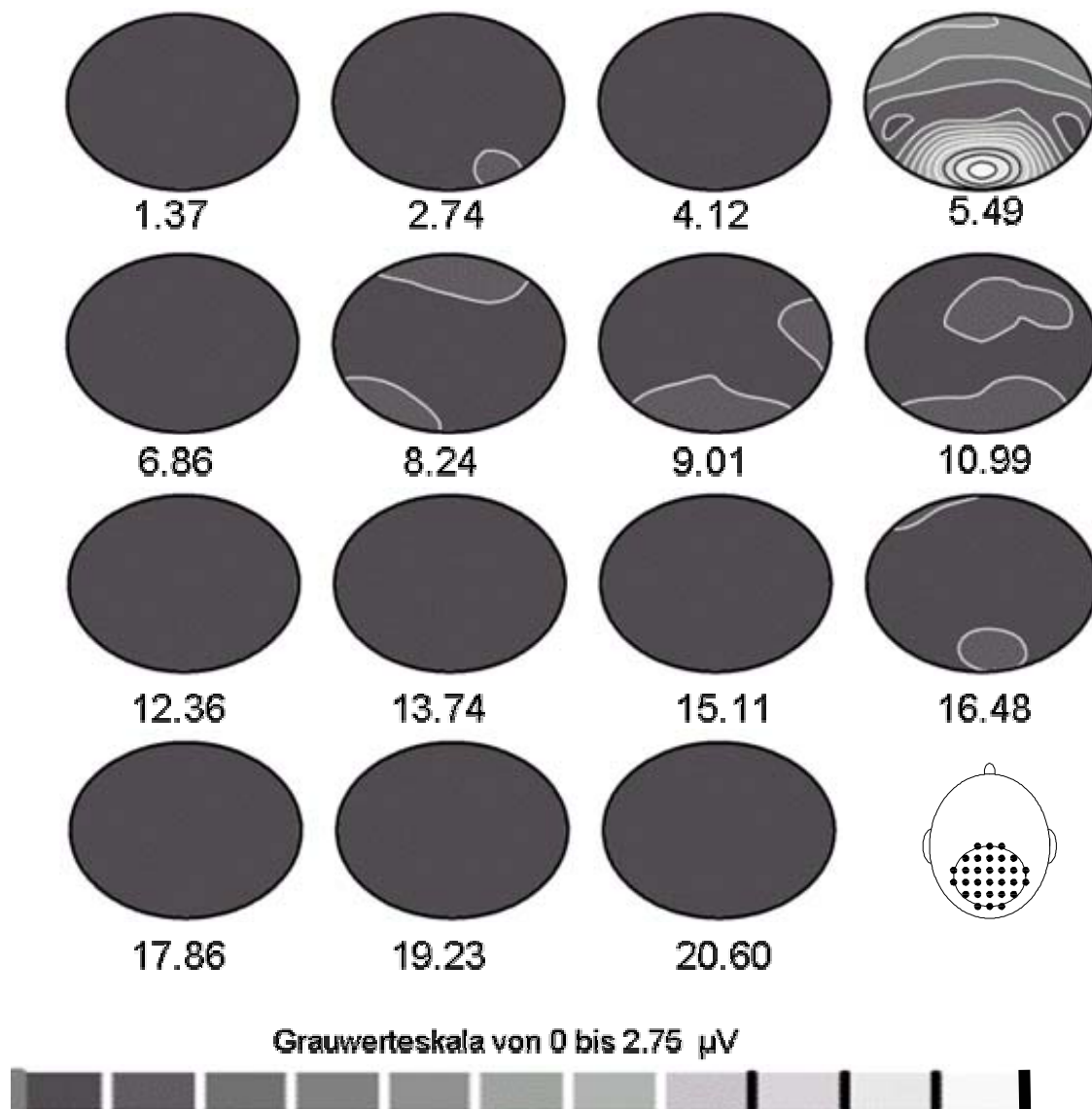


Abb. 5.10: Frequenzbezogene Amplitudenkartenserie der Reizfrequenz 5.49 Hz einer Versuchsperson. Antworten stellen sich in der 5.49 Hz Amplitudenkarte und bei der ersten Oberwelle 10.99 Hz und der zweiten Oberwelle 16.48 Hz dar. Die 10.99 Hz Antwort ist überlagert von  $\alpha$ -Aktivität, die auch in der 8.24 Hz und 9.61 Hz Karte sichtbar wird.

Auf den 8.24 Hz Reiz hin ist nur in der entsprechenden frequenzbezogenen Amplitudenkarte bei 8.24 Hz eine Antwort sichtbar. Zusätzlich wird das  $\alpha$ -Band sichtbar.

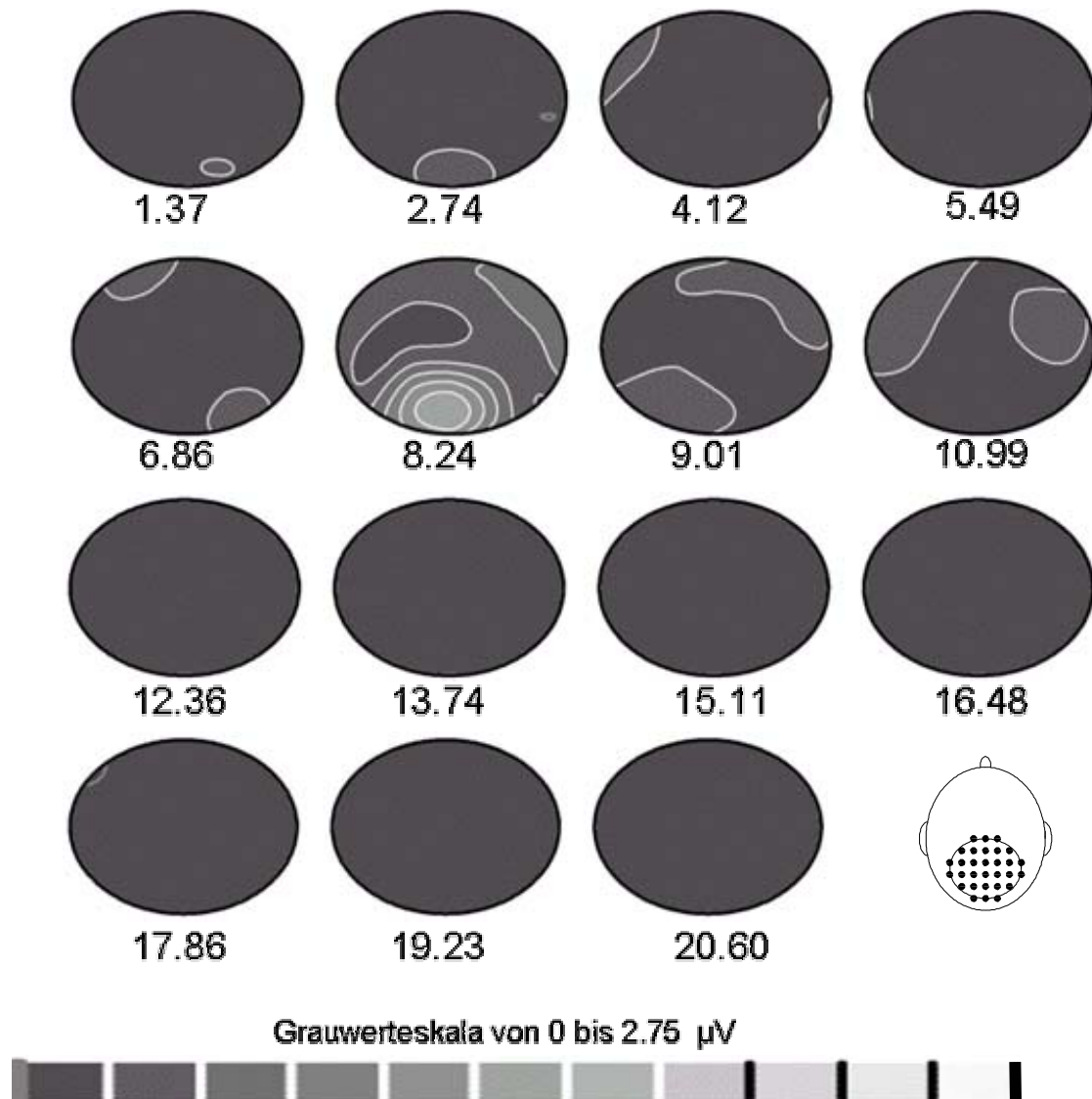


Abb. 5.11: Frequenzbezogene Amplitudenkartenserie der Reizfrequenz 8.24 Hz einer Versuchsperson. Eine Antwort auf den 8.24 Hz Reiz hin ist lediglich in der 8.24 Hz Amplitudenkarte vorhanden. Das  $\alpha$ -Band wird erneut sichtbar.

Auf den 16.48 Hz Reiz hin, ist nur in der entsprechenden frequenzbezogenen Amplitudenkarte bei 16.48 Hz eine Antwort sichtbar. Die Amplitude ist geringer als 1  $\mu$ V.

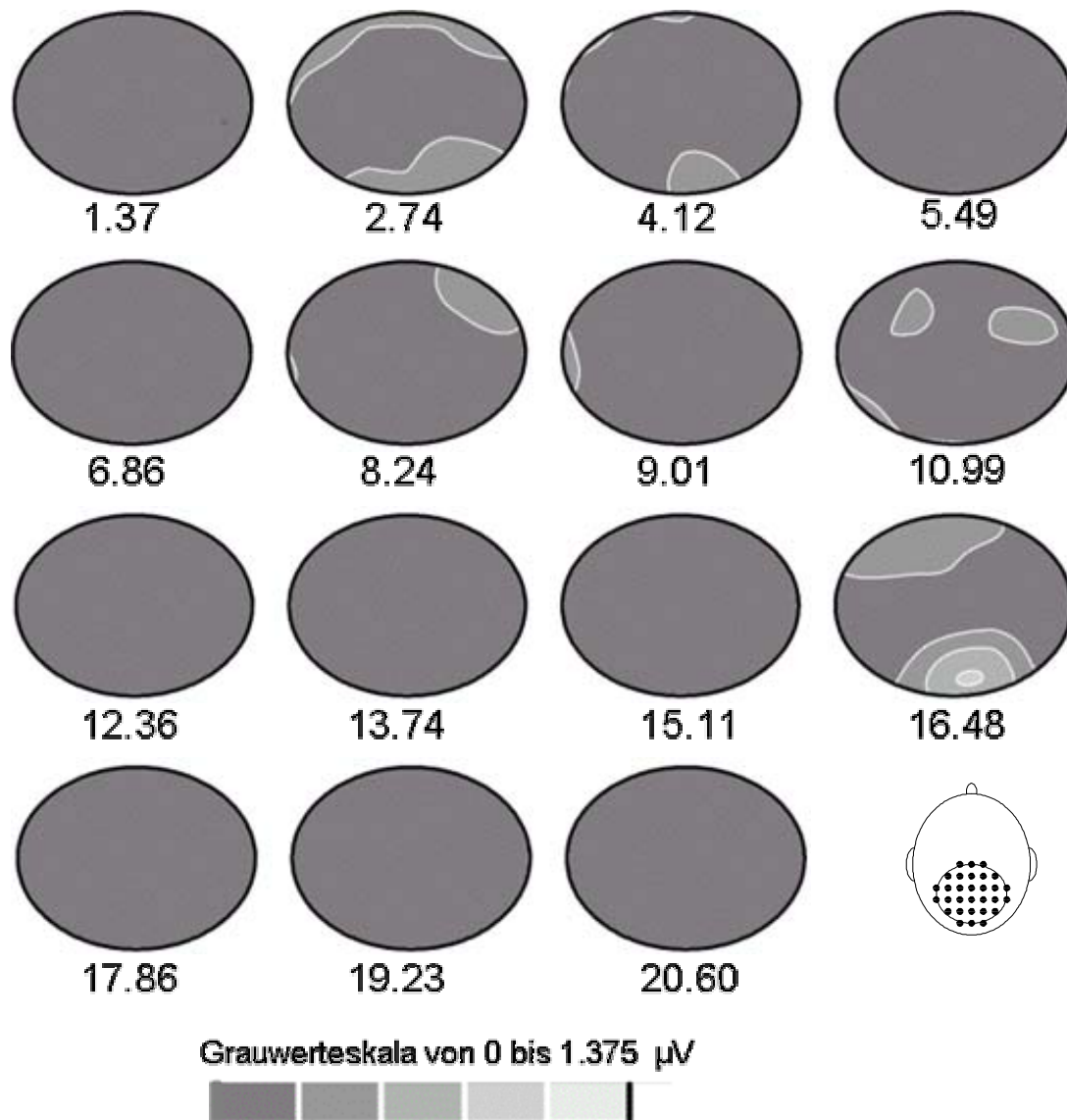


Abb. 5.12 Frequenzbezogene Amplitudenkartenserie der Reizfrequenz 16.48 Hz einer Versuchsperson. Bei Reizung mit 16.48 Hz, stellt sich nur in der 16.48 Hz Amplitudenkarte eine Antwort dar. Der Amplitudenwert ist geringer als 1  $\mu$ V.

### 5.2.2 Summenamplitude

Die Antworten der frequenzbezogenen Amplitudenkartenserien (Abb. 5.3 – Abb. 5.12), lassen sich anhand der Summenamplituden darstellen. Dazu wurden die einzelnen Amplitudenwerte der 30 Elektroden einer Versuchsperson, wie in Kapitel 5.2.1 erwähnt, addiert. Anschliessend wurde der Mittelwert über alle Versuchspersonen gebildet.

Somit erhält man ein Übersichtsdiagramm, das für jeden Stimulationsreiz die Stärke der Summenamplitude frequenzabhängig auf einen Blick veranschaulicht.

#### 5.2.2.1 Summenamplitude der Kontrastschachbrettmuster

Die Summenamplitude für die Antworten auf die Kontrastschachbrettreize ist in Abb. 5.13 dargestellt. In den einzelnen Diagrammen erkennt man, dass bei der doppelten Reizfrequenz sich eine Summenamplitude im Bereich von ca. 50 – 130  $\mu\text{V}$  ausprägt, die von weiteren nachfolgend kleiner werdenden Amplituden bei ganzen Vielfachen der doppelten Reizfrequenz begleitet wird.

Auf den 2.74 Hz Kontrastschachbrettreiz, wird die Antwort bei der doppelten Reizfrequenz von 5.49 Hz sichtbar. Weitere Amplituden folgen bei 10.99 Hz (1. Oberwelle), bei 16.48 Hz (2. Oberwelle), bei 21.98 Hz (3. Oberwelle) und bei 27.47 Hz (4. Oberwelle, sehr gering). Man erkennt eine Summenamplitude bei 5.49 Hz von etwa 50  $\mu\text{V}$  und ähnlich grosse Summenamplituden bei 10.99 Hz (1. Oberwelle) und bei 16.48 Hz (2. Oberwelle). Die Summenamplituden auf den 4.12 Hz und den 5.49 Hz Kontrastschachbrettreiz sind ca. um den Faktor 2.5 grösser (ca. 130  $\mu\text{V}$ ) als beim 2.74 Hz Kontrastschachbrettreiz. Die ersten Oberwellen fallen in ihrer Summenamplitude deutlich ab. Bei dem 8.24 Hz und 16.48 Hz Kontrastschachbrettreiz ist die Summenamplitude bei der doppelten Reizfrequenz etwa so hoch wie bei dem 2.74 Hz Kontrastschachbrettreiz (ca. 50  $\mu\text{V}$ ). Eine geringe Summenamplitude von ca. 10 - 25  $\mu\text{V}$  ist in jedem Diagramm bei der Reizfrequenz zu erkennen.

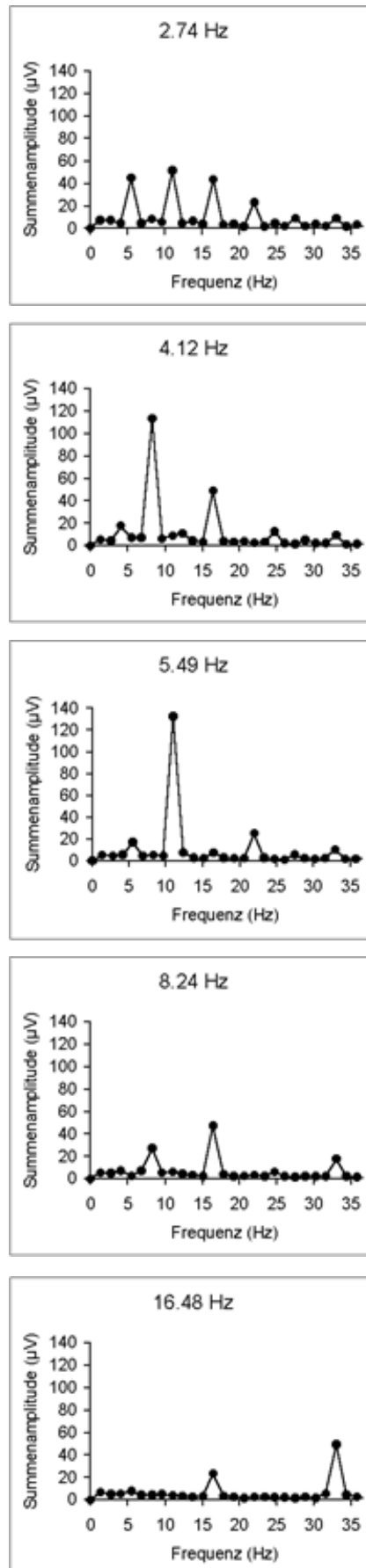


Abb. 5.13: Summenamplitude der Kontrastschachbrettreize.

Für jede Reizfrequenz ist die Summenamplitude in Abhängigkeit von der Frequenz dargestellt. Die einzelnen Amplitudenwerte der 30 Elektroden einer Versuchsperson wurden dazu addiert. Der Mittelwert über alle Versuchspersonen wurde anschliessend gebildet. Man erkennt eine Summenamplitude von etwa 50 – 130  $\mu\text{V}$  bei der doppelten Reizfrequenz. Die ganzen Vielfachen der doppelten Reizfrequenz zeichnen sich durch nachfolgend kleiner werdende Summenamplituden aus.

#### **5.2.2.2 Summenamplitude der dRDS-Schachbrettmuster**

Die Summenamplitude für die Antworten auf die dRDS-Schachbrettreize ist in Abb. 5.14 für die einzelnen Reizfrequenzen abhängig von der Stimuluslokalisation links, zentral oder rechts dargestellt. Deutlich wird, dass sich durch den Stimulus in allen Bedingungen eine Summenamplitude bei der einfachen Reizfrequenz ausprägt. Gefolgt wird diese durch deutlich schwächer werdende Summenamplituden bei den ganzen Vielfachen der Reizfrequenz. Das gilt insbesondere für die Reizfrequenzen 2.74 Hz, 4.12 Hz und 5.49 Hz. Vergleicht man die Grösse der ausgelösten Antworten bei zentralen Darbietungen mit den dazugehörigen peripheren, stellt man fest, dass die peripheren fast immer eine geringere Summenamplitude auf die Reizfrequenz zeigen. Bei den Reizfrequenzen 2.74 Hz, 4.12 Hz und 5.49 Hz erkennt man in der zentralen Darbietung ähnliche Summenamplituden von ca. 25  $\mu\text{V}$ , in den peripheren von ca. 15  $\mu\text{V}$ . Die erste Oberwelle ist in allen diesen Bedingungen feststellbar, weitere Oberwellen stellen sich nur in einzelnen Bedingungen dar. Bei dem 8.24 Hz Reiz sind die Summenamplituden in allen drei Gesichtsfeldpositionen ähnlich und liegen bei ca. 15  $\mu\text{V}$ . Der 16.48 Hz Reiz stellt sich durch eine sehr geringe Summenamplitude dar (zentral ca. 8  $\mu\text{V}$ , peripher ca. 5  $\mu\text{V}$ ), die im Frequenzspektrum jedoch noch erkennbar ist.

In allen Diagrammen ist bei 33 Hz eine Summenamplitude von ca. 13  $\mu\text{V}$  feststellbar, die von der Okklusionsbrille herrührt, die mit einer Frequenz von 33 Hz jeweils ein Auge abdeckte. Der Aufdeckungsvorgang liefert für das visuelle System einen Lichtreiz, der mit der sich darstellenden Summenamplitude einhergeht.

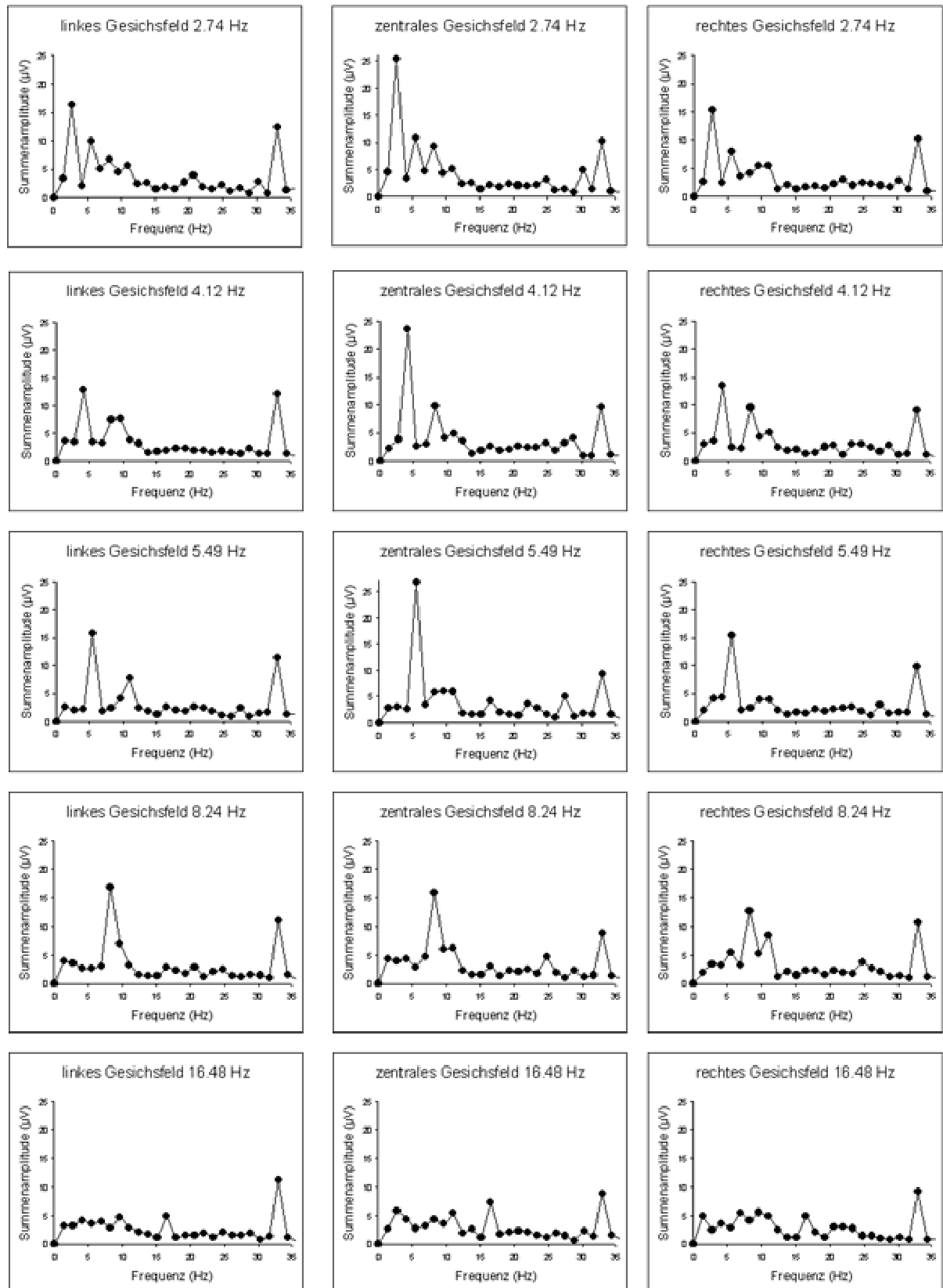


Abb. 5.14: Summenamplitude der dRDS-Schachbretteize.



Dargestellt ist für jede Reizfrequenz und Gesichtsfeldposition die Summenamplitude in Abhängigkeit von der Frequenz. Die einzelnen Amplitudenwerte der 30 Elektroden einer Versuchsperson wurden dazu addiert. Der Mittelwert über alle Versuchspersonen wurde anschliessend gebildet. Man erkennt Summenamplituden von etwa 10 – 25  $\mu\text{V}$  bei der einfachen Reizfrequenz. Die peripheren Reize stellen sich fast immer durch geringere Summenamplituden als die entsprechenden zentralen dar. Oberwellen sind bei den niedrigen Reizfrequenzen sichtbar.

### **5.2.3 Amplitudenmaximum**

#### **5.2.3.1 Amplitudenmaximum der Kontrastschachbrettmuster**

Die Antworten, die bei den Kontrastschachbrettern bei der doppelten Reizfrequenz und bei ganzen Vielfachen dieser gefunden werden, sind in folgenden Diagrammen (Abb. 5.15) dargestellt.

Die Diagramme zeigen frequenzabhängig die Anzahl der Versuchspersonen, die bei der entsprechenden Frequenz ein Amplitudenmaximum zeigen (siehe Erklärung weiter unten).

Auf der x-Achse ist in jedem Diagramm als erster Wert die Reizfrequenz 2.74 Hz, 4.12 Hz, 5.49 Hz, 8.24 Hz und 16.48 Hz angegeben. Die nachfolgenden Werte stellen die ganzzahligen Vielfachen der einzelnen Reizfrequenzen dar.

Auf der y-Achse ist die Anzahl der Versuchspersonen aufgetragen, die bei der entsprechenden Frequenz ein Amplitudenmaximum zeigt. Dazu wurden jeweils die unmittelbaren Nachbarfrequenzen mit der auf der x-Achse aufgetragenen Frequenz verglichen (z.B. die Frequenz 2.74 Hz mit den unmittelbaren Nachbarfrequenzen 1.37 Hz und 4.12 Hz, die Frequenz 5.49 Hz mit den unmittelbaren Nachbarfrequenzen 4.12 Hz und 6.86 Hz u.s.w., siehe Abb. 5.3).

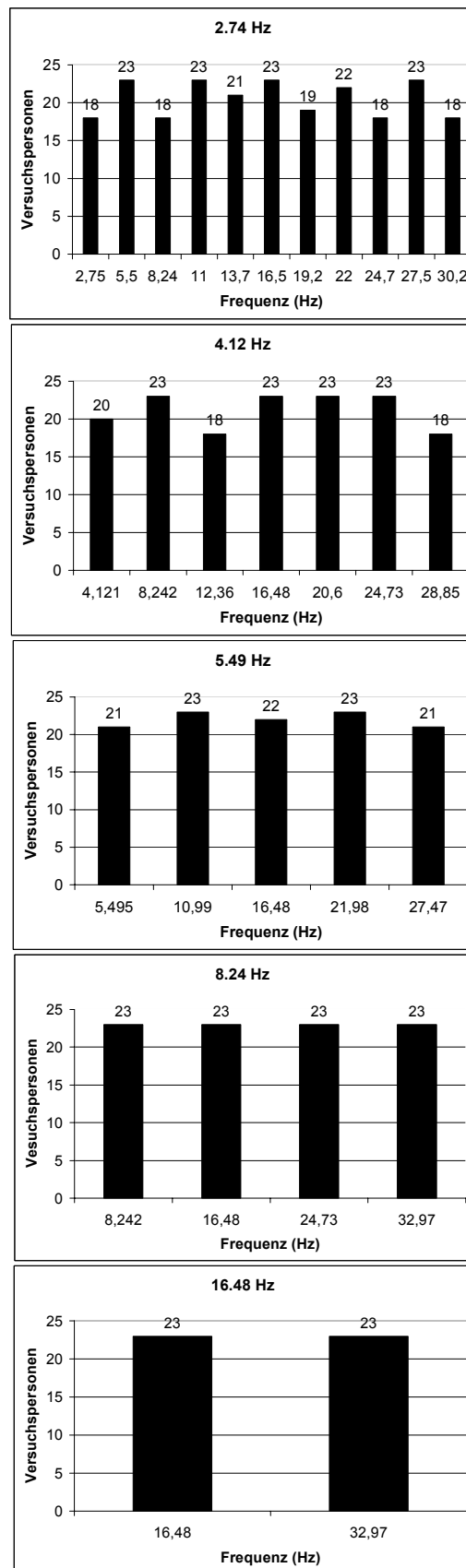


Abb. 5.15: Amplitudenmaxima bei Kontrastschachbretteizen.

Dargestellt ist für jede einzelne Reizfrequenz die Anzahl der Versuchspersonen, die bei der doppelten Reizfrequenz und ganzen Vielfachen dieser ein Amplitudenmaximum besitzt.

Wurde mit der Reizfrequenz 2.74 Hz stimuliert, zeigten alle 23 Versuchspersonen bei 5.49 Hz (doppelte Reizfrequenz) ein Amplitudenmaximum, da das visuelle System, wie weiter oben erläutert, im Falle einer Reizung mit Kontrastschachbrettern sowohl durch den Wechsel der Karofarbe von schwarz nach weiß als auch durch den Wechsel der Karofarbe von weiß nach schwarz zurueck aktiviert wird wird. Bei den ganzzahligen Vielfachen 10.99 Hz, 16.48 Hz, 21.98 Hz, 27.47 Hz ist auch bei 23 Versuchspersonen ein Amplitudenmaximum feststellbar (siehe auch Abb. 5.3). Entsprechende Ergebnisse lieferten auch die anderen Reizfrequenzen, abgesehen von dem 8.24 Hz und 16.48 Hz Reiz.

Bei der Reizfrequenz 8.24 Hz zeigten alle 23 Versuchspersonen bei 8.24 Hz, 16.48 Hz, 24.73 Hz und 32.97 Hz ein Amplitudenmaximum.

Wurde mit der Reizfrequenz 16.48 Hz stimuliert, hatten auch alle 23 Versuchspersonen bei 16.48 Hz und 32.97 Hz ein Amplitudenmaximum.

### **5.2.3.2 Amplitudenmaximum der dRDS-Schachbrettmuster**

Bei den Stereoschachbrettreizen zeigten bei der Reizfrequenz alle 23 Versuchspersonen ein Amplitudenmaximum. Eine Ausnahme bildet der 8.24 Hz und 16.48 Hz Reiz, wobei nicht bei allen Versuchspersonen ein Amplitudenmaximum zu finden war.

Bei den entsprechenden Oberwellen waren es immer weniger Versuchspersonen, bei denen sich ein Amplitudenmaximum darstellte. Vergleicht man die Ergebnisse der zentralen Stimulation mit der peripheren (links und rechts), so fällt auf, dass bei der peripheren in der Tendenz stets weniger Versuchspersonen Amplitudenmaxima bei den Oberwellen zeigen, als bei der entsprechenden zentralen Stimulation (Abb. 5.16).

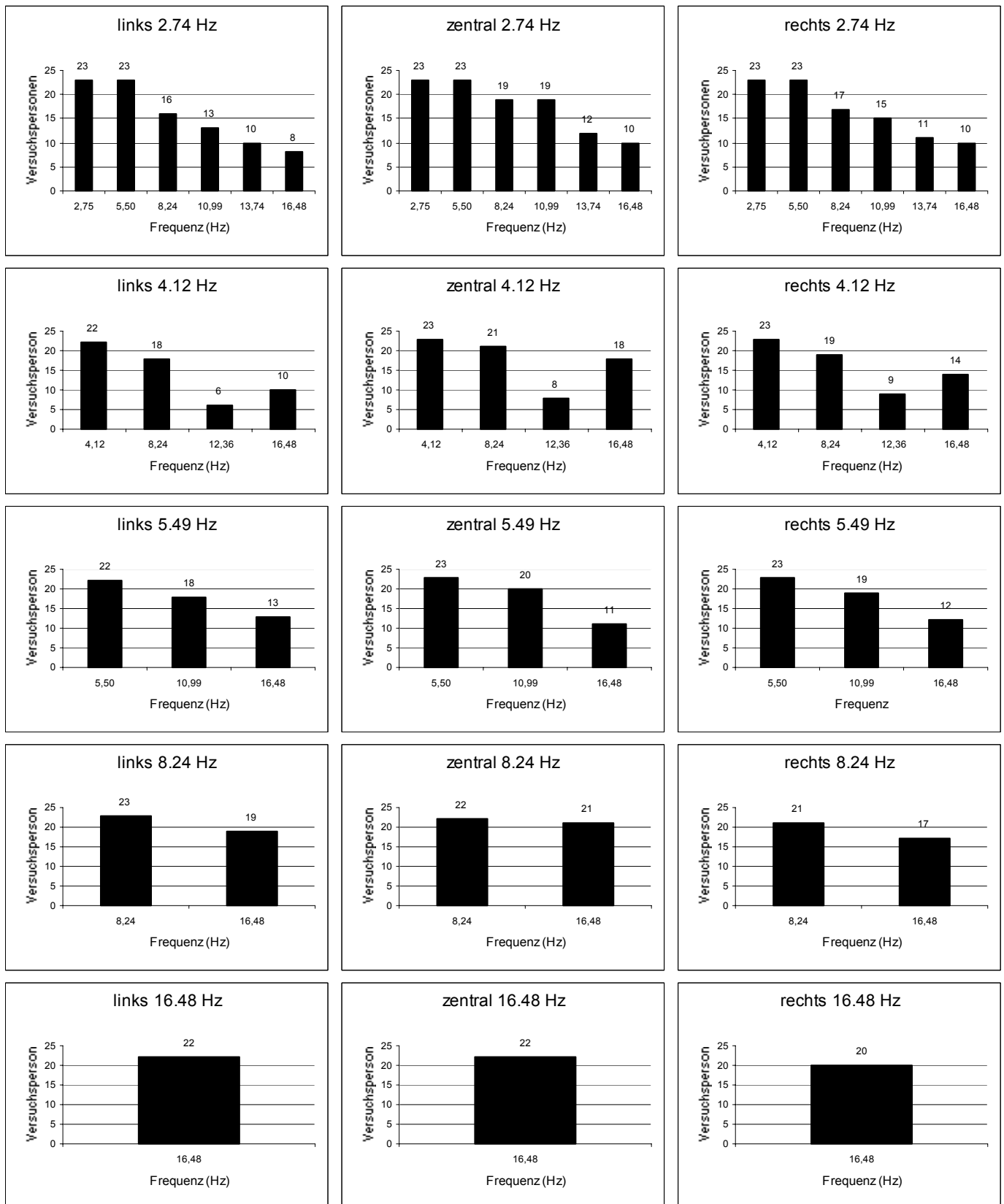


Abb. 5.16: Amplitudenmaxima bei dRDS – Schachbrettreizen.

Dargestellt ist für jede einzelne Reizfrequenz und für jede Gesichtsfeldposition (links, zentral und rechts) die Anzahl der Versuchspersonen, die bei der Reizfrequenz und ganzen Vielfachen dieser ein Amplitudenmaximum besitzt.

Bei dem 2.74 Hz Stimulus waren es 23 Versuchspersonen, bei denen sich ein Amplitudenmaximum in der Gesichtsfeldposition zentral, links und rechts bei der Frequenz 2.74 Hz und 5.49 Hz darstellte.

Bei den höheren Oberwellen (Frequenz 8.24 Hz, 10.99 Hz, 13.74 Hz und 16.48 Hz) waren bei links und rechts Stimulation tendenziell weniger Versuchspersonen, die ein Amplitudenmaximum bei der jeweiligen Frequenz hatten, als bei zentraler Stimulation. Entsprechende Beobachtungen machten wir auch bei dem 4.12 Hz, 5.49 Hz und dem 8.24 Hz Stimulus. Bei dem 16.48 Hz Stimulus hatten zentral 22 Versuchspersonen, links 22 Versuchspersonen und rechts 20 Versuchspersonen ein Amplitudenmaximum.

#### **5.2.4 Gesichtsfeldabhängige Amplitudenkarten bei dRDS-Schachbretteizen**

Zur übersichtlicheren Darstellung, wurden aus den weiter oben beschriebenen frequenzbezogenen Amplitudenkartenserien des dRDS-Schachbretteizes der zentralen Darbietung (Abb. 5.8 – Abb. 5.12) jeweils die Amplitudenkarten der Potenzialverteilungen bei den Reizfrequenzen 2.74 Hz, 4.12 Hz, 5.49 Hz, 8.24 Hz und 16.48 Hz entnommen. Ebenso verfuhr man mit den Amplitudenkarten, die aus den Kartenserien der linken und rechten Gesichtsfeldstimulation stammten.

In Abb. 5.17 stellt sich in jeder Amplitudenkarte eine Antwort auf den Reiz dar. Die zentralen Reize haben eine größere Amplitude, als die dazu entsprechenden peripheren. Zudem wird deutlich, dass sich die peripheren Reize über der kontralaterale Hemisphäre darstellen. Eindeutiger lassen sich diese Befunde anhand der Gesamtübersichts- amplitudenkarten erläutern.

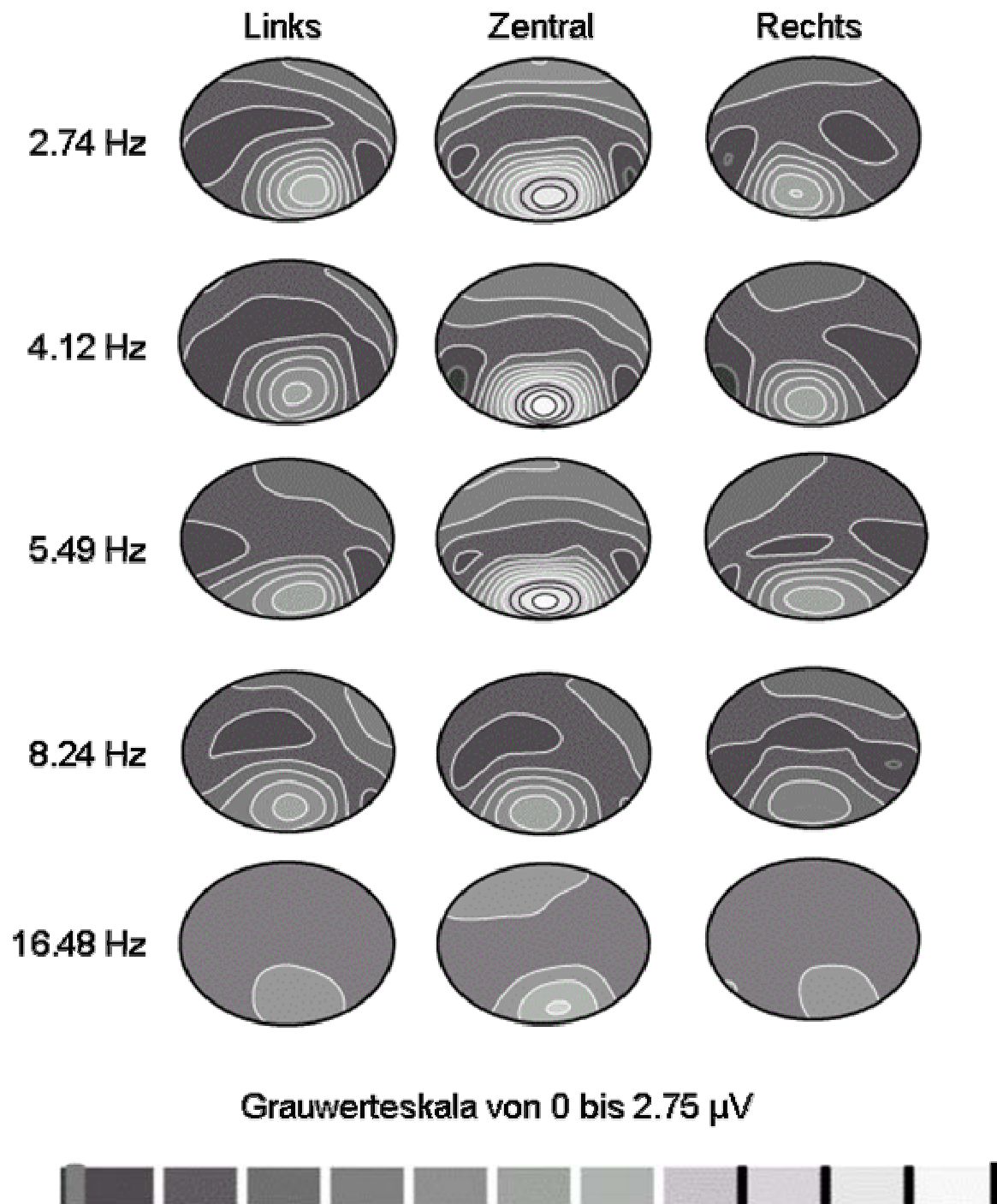


Abb. 5.17: Gesichtsfeldabhängige Amplitudenkarten bei dRDS-Schachbrettreizen. Dargestellt sind die Amplitudenkarten in Abhängigkeit von Reizfrequenz und Gesichtsfeld einer Versuchsperson. Die zentralen Reize stellen sich durch größere Amplituden dar als die entsprechenden peripheren. Periphere Reize lassen eine Aktivierung der kontralateralen Hemisphäre vermuten. Der 16.48 Hz Reiz hat eine Skalierung von 0  $\mu\text{V}$  bis 1.375  $\mu\text{V}$  (siehe Abb. 5.12).

### 5.2.5 Gesamtübersicht (Grand Mean Amplitudenkarten)

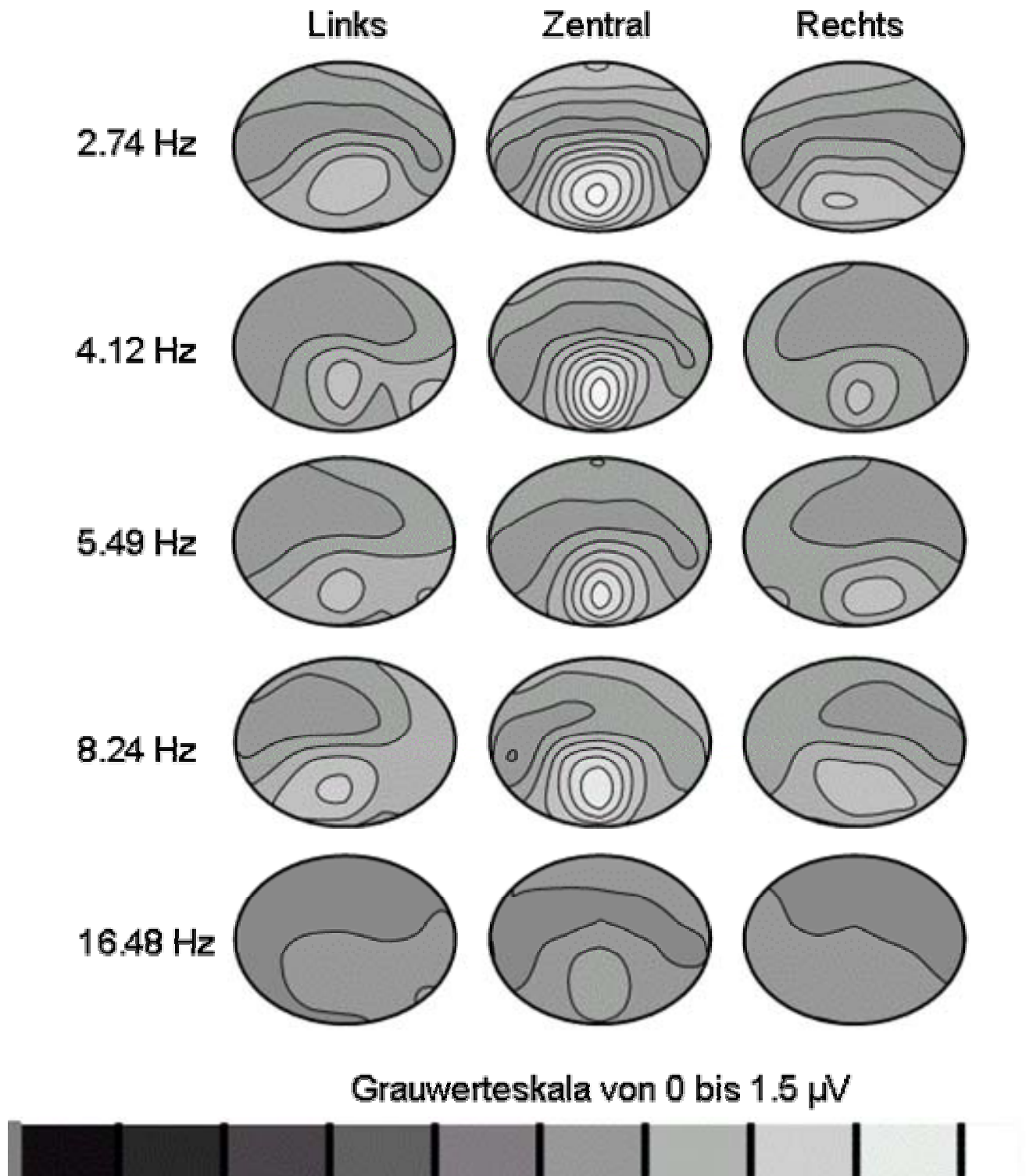


Abb. 5.18: Gesamtübersicht (Grand Mean Amplitudenkarten)

Hier wird eine Gesamtübersicht über den Mittelwert der Amplitudenkarten von 23 Versuchspersonen in Abhängigkeit von Frequenz und Lokalisation des Reizes gezeigt.

Bei zentraler Stimulation stellen sich die Antworten median über dem okzipitalen Kortex dar. Sie sind durch größere Amplitudengipfel als die entsprechenden peripheren charakterisiert (zentral ca.  $1.5 \mu\text{V}$ , peripher ca.  $1.0 \mu\text{V}$ ). Der 16.48 Hz Reiz hat im zentralen Gesichtsfeld einen Amplitudengipfel von ca.  $0.9 \mu\text{V}$  in den peripheren von ca.  $0.75 \mu\text{V}$ . Die Lateralisation bei Stimulation des linken Gesichtsfeldes in die rechte Hemisphäre und entsprechend bei Stimulation des rechten Gesichtsfeldes in die linke Hemisphäre ist erkennbar. Veranschaulicht wird die Lateralisation in Abb. 5.19. Dazu wurde der Mittelwert der Zentroide aller Versuchspersonen bezüglich Lokalisation und Frequenz berechnet. Auf der horizontalen Skala ist der Elektrodenabstand in % angegeben. Der Abstand von einer zur anderen Elektrode beträgt 10 %. Der Nullwert liegt auf der Verbindung zwischen Nasion und Inion. Die positiven Werte stehen für die Abweichung in Richtung der rechten, die negativen für die Abweichung in Richtung der linken Hemisphäre. Die Frequenzen sind in steigender Reihenfolge übereinander angeordnet. Ersichtlich wird, dass sich bei Reizung des linken Gesichtsfeldes eine Aktivierung im Bereich der rechten Hemisphäre und bei Reizung des rechten Gesichtsfeldes eine Aktivierung im Bereich der linken Hemisphäre darstellt. Bei dem 16.48 Hz Reiz ist das aufgrund der Schwäche des Signals nicht mehr eindeutig. Untersucht wurde das auch für die posterior - anterior Lokalisation (Abb. 5.20), die auf der y-Achse als Elektrodenabstand in % darstellt ist. Der Nullwert entspräche der Elektrode, die über dem Inion plaziert ist. Unsere Werte liegen bei ca. 23 % (ungefähr zwischen Oz und Pz). Auf der x-Achse sind die Frequenzen aufgetragen. Der t-Test ergab, dass sich die Antwort der zentralen Darbietung der 2.74 Hz Reizfrequenz signifikant weiter anterior (frontal) als die übrigen Antworten der zentralen Reizfrequenzen darstellt

(zentraler 2.74 Hz Reiz gegen zentralen 4.12 Hz:  $t = 2.85$   $p = 0.009273$

zentraler 2.74 Hz Reiz gegen zentralen 5.49 Hz:  $t = 5.46$   $p = 0.000017$

zentraler 2.74 Hz Reiz gegen zentralen 8.24 Hz:  $t = 4.13$   $p = 0.000439$

zentraler 2.74 Hz Reiz gegen zentralen 16.48 Hz:  $t = 5.56$   $p = 0.000014$ ).



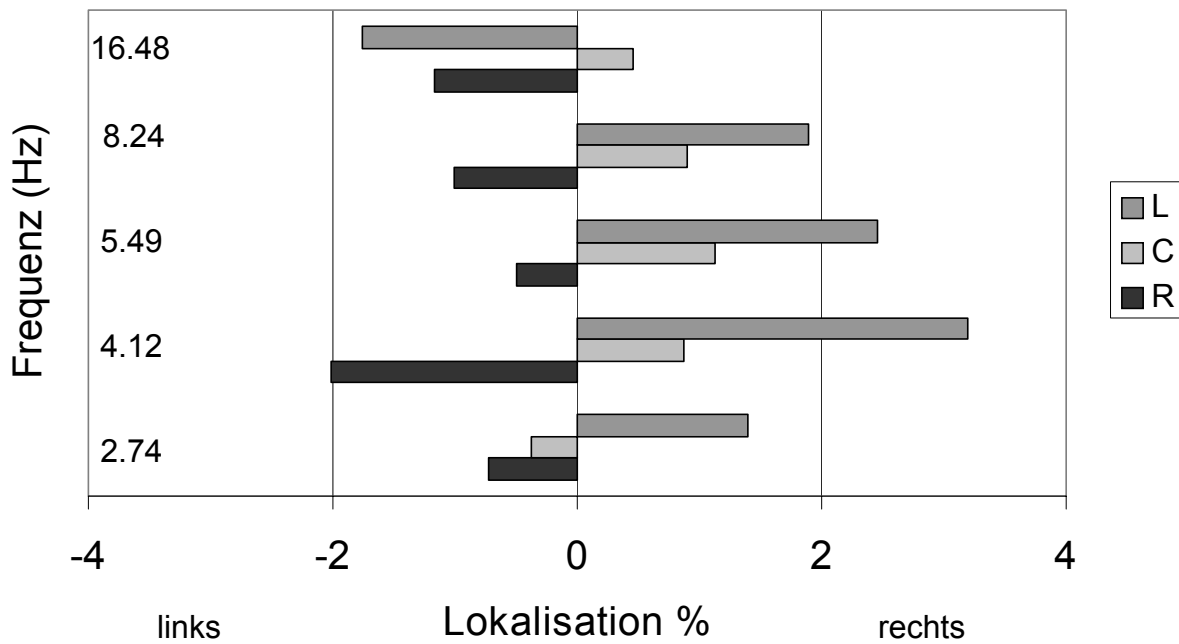


Abb. 5.19: Horizontale (links – rechts) Lokalisation (Zentroide) bei dRDS-Schachbrettreizung über dem Skalp aller Versuchspersonen in Abhängigkeit von Frequenz und Gesichtsfeldposition. Auf der horizontalen Skala ist der Elektrodenabstand in % aufgetragen. Der Abstand zwischen den einzelnen Elektroden beträgt 10 % der Nasion-Inion-Distanz. Der Nullwert liegt auf der gedachten Verbindung zwischen Nasion und Inion. Die positiven Werte markieren die Abweichung in Richtung der rechten, die negativen die Abweichung in Richtung der linken Hemisphäre. Die Frequenzen sind in steigender Reihenfolge übereinander angeordnet. Man erkennt, dass bei Reizung des linken Gesichtsfeldes eine Aktivierung im Bereich der rechten Hemisphäre und bei Reizung des rechten Gesichtsfeldes eine Aktivierung im Bereich der linken Hemisphäre resultiert.

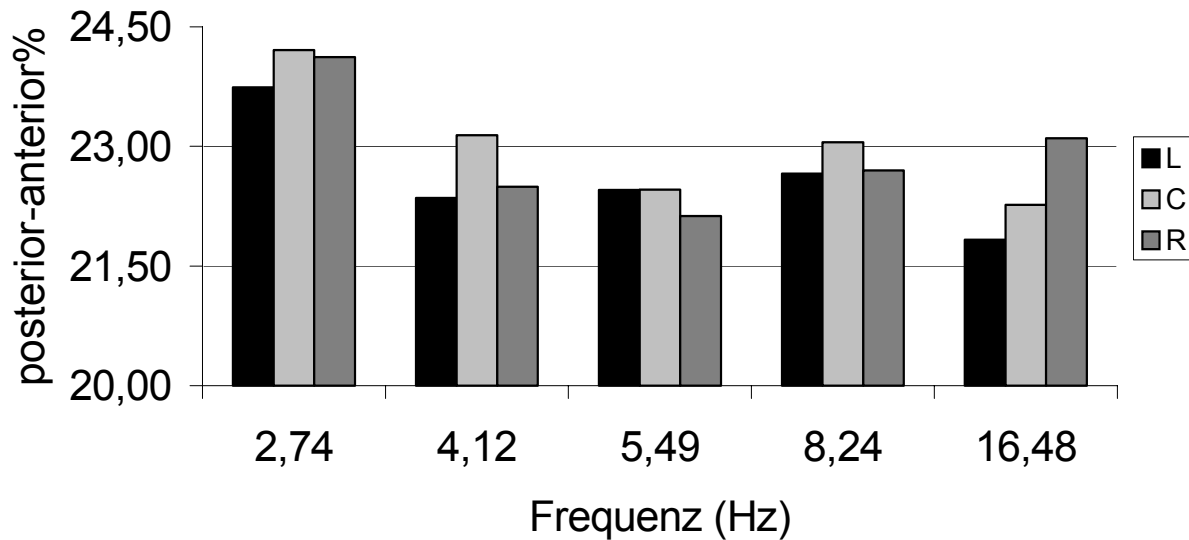


Abb. 5.20: Vertikale (posterior – anterior) Lokalisation (Zentroide) bei dRDS-Schachbretteizung über dem Skalp aller Versuchspersonen in Abhängigkeit von Frequenz und Gesichtsfeldposition.

Die Frequenzen sind in steigender Reihenfolge auf der x-Achse angeordnet, auf der y-Achse ist der Elektrodenabstand in % aufgetragen. Der Nullwert entspräche der Elektrode, die über dem Inion plazierte ist. Unsere Werte liegen zwischen ca. 22 und 24 % (ungefähr zwischen Oz und Pz). Der t-Test ergab, dass sich die Antwort der zentralen Darbietung der 2.74 Hz Reizfrequenz signifikant weiter anterior (frontal) darstellt als die übrigen Antworten der zentralen Reizfrequenzen

### 5.2.6 Signifikanzkarten

Dass sich die Antwort der zentralen Darbietung der 2.74 Hz Reizfrequenz signifikant weiter anterior (frontal) als die übrigen Antworten der zentralen Reizfrequenzen darstellt, lässt sich auch mit Hilfe nachfolgender Signifikanzkarten zeigen.

Dabei findet ein Vergleich zwischen der Reizfrequenz 2.74 Hz und den übrigen Reizfrequenzen (4.12 Hz, 5.49 Hz, 8.24 Hz und 16.48 Hz) für die unterschiedlichen Gesichtsfeldpositionen statt (siehe Abb. 5.21). Es gingen die Antworten aller Versuchspersonen ein.

Dargestellt wurden die logarithmierten p-Werte des zweiseitigen t-Test in verschiedenen Graustufen. Deutlich wird, an welcher Stelle ein Unterschied besteht. Die Graustufen unter- und oberhalb der grauen Linie der Graustufenskala geben das 5% Signifikanzniveau an. An dieser Stelle besteht kein Unterschied zwischen den Karten (siehe Graustufenskala, nicht signifikant). Von der grauen Linie aus, geben die Trennlinien zwischen den Graustufen das 5 %, 1%, 0.1%, 0.01% etc. Signifikanzniveau an.

Die heller werdenden Farbtöne zeigen in der Karte an, dass an der betreffenden Stelle die 2.74 Hz Reizfrequenz signifikant größer ist als die darüberstehende Reizfrequenz.

Die dunkler werdenden Farbtöne zeigen, dass an der betreffenden Stelle die Antwort der darüberstehenden Reizfrequenz größer ist als die der 2.74 Hz Reizfrequenz.

Erkennbar ist in den Signifikanzkarten, dass sich anterior (frontal) ein hellerer Farbton darstellt. An diesen Stellen ist die Antwort der 2.74 Hz Reizfrequenz signifikant größer als die der darüberstehenden Reizfrequenz.

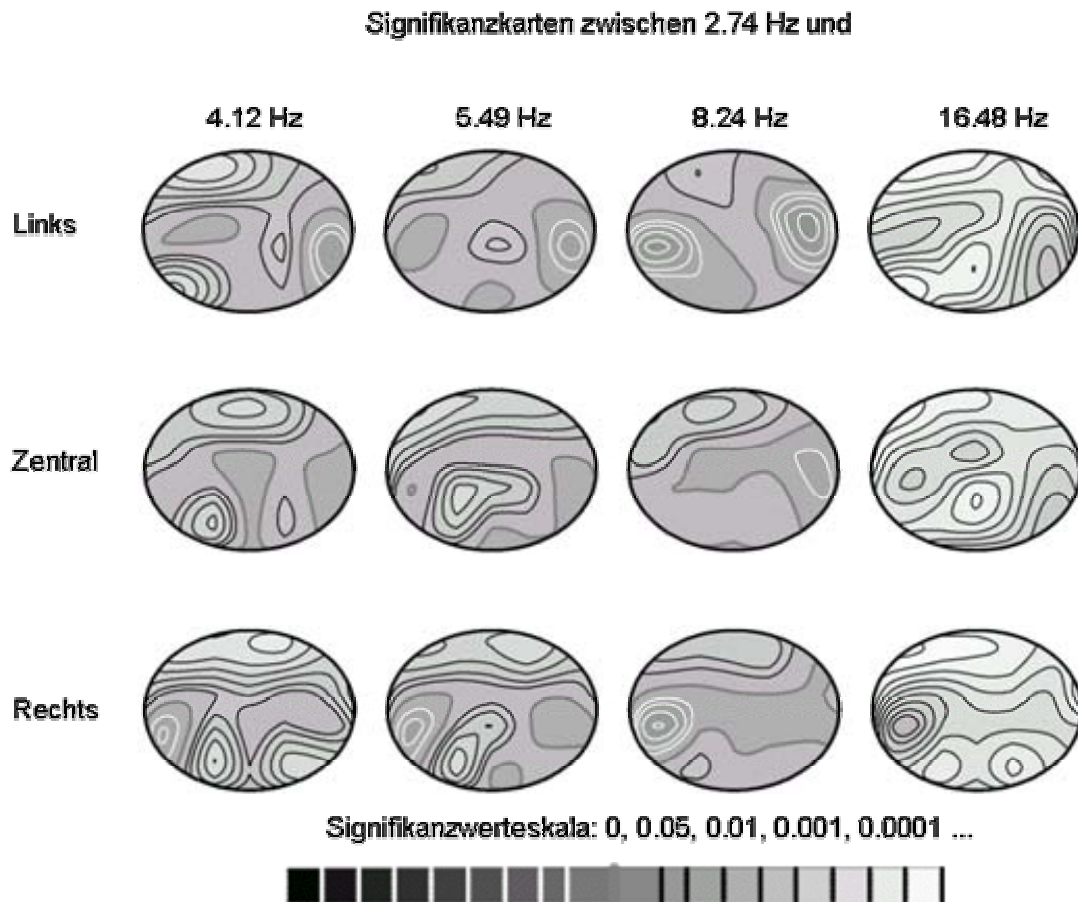


Abb. 5.21: Signifikanzkarten

Dargestellt sind anhand von Graustufen Unterschiede zwischen der Antwort der Reizfrequenz 2.74 Hz und denen der übrigen Reizfrequenzen 4.12 Hz, 5.49 Hz, 8.24 Hz und 16.48 Hz. Anterior (frontal) erkennt man, dass sich ein hellerer Farbton darstellt. An diesen Stellen ist die 2.74 Hz Reizfrequenz signifikant größer als die darüberstehende Reizfrequenz.

Auch für den Vergleich zwischen den einzelnen Gesichtsfeldpositionen (links, zentral und rechts) der verwendeten Reizfrequenzen wurden Signifikanzkarten erstellt (Abb. 5.22.1 – Abb. 5.22.5, bitte siehe Anhang). Die Gesamtübersicht Amplitudenkarten (Abb. 5.18) jeweils einer Reizfrequenz wurden der Veranschaulichung halber im Dreieck angeordnet, so dass oben die Amplitudenkarte der zentralen Reizdarbietung unten links die linke und unten rechts die rechte Amplitudenkarte liegt. Dazwischen wurden die entsprechenden Signifikanzkarten eingebaut, die wie weiter

oben erläutert die logarithmierten p-Werte des zweiseitigen t-Test in verschiedenen Graustufen angeben. Die hellen Farbtöne zeigen, dass die Karte X an der entsprechenden Position größer ist. Die dunklen Farbtöne zeigen, dass die Karte Y größer ist. Beim Vergleich der zentralen Amplitudenkarte mit der linken Amplitudenkarte erkennt man, dass die zentrale Amplitudenkarte okzipital median und frontal links signifikant größer ist (Ausnahme ist die 16.48 Hz Reizfrequenz). Okzipital rechts ist die linke Amplitudenkarte signifikant größer. Der Vergleich der zentralen Amplitudenkarte mit der rechten Amplitudenkarte zeigt, dass die zentrale Amplitudenkarte okzipital median und frontal rechts signifikant größer ist. Okzipital links oder auch linkshemisphärisch ist die rechte Amplitudenkarte signifikant größer.

Bei der Gegenüberstellung der linken Amplitudenkarte und der rechten Amplitudenkarte wird deutlich, dass die linke Amplitudenkarte rechtshemisphärisch und die rechte linkshemisphärisch signifikant größer ist. Zusammenfassend kann man feststellen, dass der zentrale Reiz eine größere Amplitude generiert als die entsprechend peripheren.

Die linken Reize projizieren in die rechte Hemisphäre, die rechten in die linke Hemisphäre.

Dargestellt sind anhand von Graustufen Unterschiede zwischen den Gesichtsfeldpositionen jeweils einer Reizfrequenz.

In einem Dreieck sind die Gesamtübersicht Karten einer Reizfrequenz so angeordnet, dass sich oben die zentrale Amplitudenkarte, unten links die linke und unten rechts die rechte Amplitudenkarte befindet.

Dazwischen liegen die entsprechenden Signifikanzkarten, die jeweils den Unterschied der Karten indizieren, zwischen denen sie angeordnet sind (zentral gegen links – Z vs L, zentral gegen rechts – Z vs R, links gegen rechts – L vs R).

Die Signifikanzkarten stellen die logarithmierten p-Werte des zweiseitigen t-Test in unterschiedlichen Graustufen dar. Die hellen Grautöne zeigen, dass die Karte X an der entsprechenden Position größer ist, die dunklen Grautöne zeigen, dass die Karte Y größer ist.

### **5.3 Gegenüberstellung der psychophysischen und elektrophysiologischen Daten**

Eine spannende Frage des Versuchs war, ob sich unter der psychophysischen Schwelle, an der der Übergang von Bewegungssehen in der Tiefe und scheinbar im Raum stehendem Reiz liegt, evozierte Hirnaktivität nachweisen lässt. Unter der psychophysischen Schwelle wird die Pulsation des dRDS-Schachbrettes nicht mehr wahrgenommen.

Der Schwellenwert der Psychophysik wurde aus den einzelnen Werten der darüber- und darunterliegenden Reizfrequenzen interpoliert. Dabei erhält man eine Darstellung der Amplitudenverteilung direkt an der Schwelle. Dargestellt an Abb. 5.23.

Bei der zentralen Darbietung lag der Schwellenwert der Psychophysik einer Versuchsperson bei 6.21 Hz. Es fand eine lineare Interpolation zwischen den 30 Einzelwerten der darunterliegenden Reizfrequenz 5.49 Hz und der darüberliegenden Reizfrequenz 8.24 Hz statt. Dadurch erhält man die einzelnen Amplitudenwerte für jede der 30 Elektroden direkt an der Schwelle. Im linken Gesichtsfeld lag der Schwellenwert bei 5.78 Hz, deshalb interpolierte man zwischen der darunterliegenden Reizfrequenz 5.49 Hz und der darüberliegenden Reizfrequenz 8.24 Hz. Im rechten Gesichtsfeld lag der Schwellenwert bei 5.12 Hz, man interpolierte zwischen der darunterliegenden Reizfrequenz 4.12 Hz und der darüberliegenden Reizfrequenz 5.49 Hz.

Als Antwort auf diese Frage erhielten wir einen interessanten Befund! Die Versuchsperson gab an, die Bewegung des Reizes in der Tiefe nicht mehr wahrzunehmen, sie sieht ein stehendes Muster vor der Bildschirmenebene. Das Gehirn zeigt jedoch auch unter dieser Schwelle evozierte Aktivität durch den Bewegungsreiz (zentral und links 8.24 Hz und rechts 5.49 Hz), den die Versuchsperson subjektiv als stehend empfindet. Entsprechende Ergebnisse wurden bei allen anderen Versuchspersonen auch gefunden.

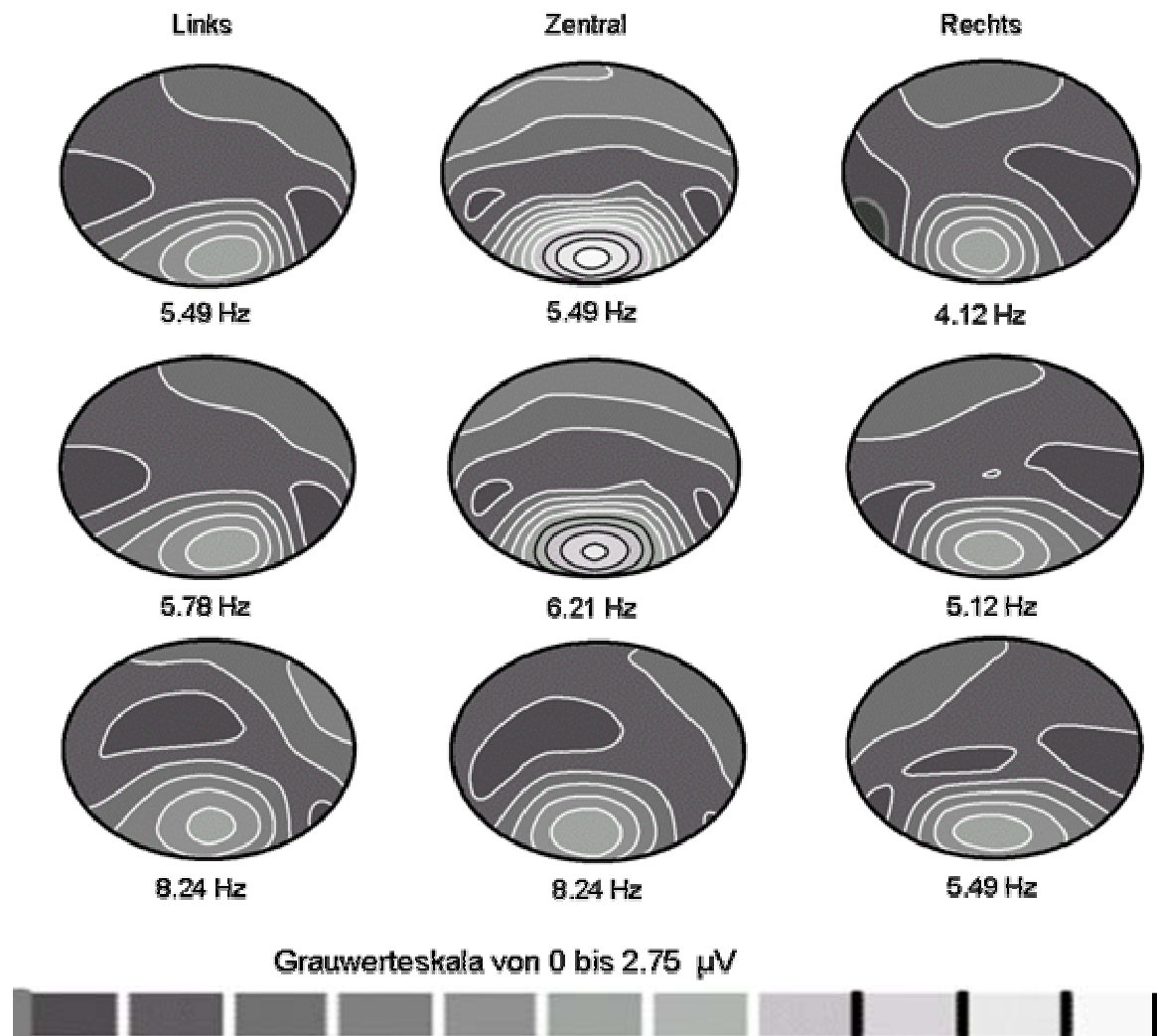


Abb. 5.23: Gesichtsfeldabhängige Amplitudenkarten an der psychophysischen Schwelle von einer Versuchsperson.

Dargestellt sind für die Gesichtsfeldpositionen links, zentral und rechts die errechneten Amplitudenkarten an der psychophysischen Schwelle, an der der Übergang von Bewegungssehen in der Tiefe und scheinbar im Raum stehendem Reiz liegt. Dazu wurde eine Interpolation der 30 Einzelwerte der auch hier dargestellten darunterliegenden und darüberliegenden Reizfrequenzen vorgenommen. Obwohl die Versuchsperson angibt, Bewegung in der Tiefe subjektiv nicht mehr wahrzunehmen, können wir unter der Schwelle zerebral evozierte Aktivität durch den Bewegungsreiz nachweisen.

## 6 Diskussion

Räumliches Sehen hat während der Evolution möglicherweise einen wichtigen Beitrag zu der intellektuellen Hochentwicklung des Menschen geleistet. Da es besonders gut im Greifraum ausgeprägt ist, hatte der Urmensch dadurch einen immensen Vorteil bei der Verrichtung von handwerklichen Tätigkeiten, was ihm dann nach und nach einen kulturellen Aufschwung bescherte.

Bis weit in die Neuzeit hinein beschäftigte sich wissenschaftlich niemand mit Stereopsis.

Johannes Kepler äußerte zu Beginn des 17. Jahrhunderts die Vermutung, dass binokulare Disparität die Voraussetzung für Tiefenwahrnehmung ist.

Vieth (1818) und Panum (1858) stellten physiologische Untersuchungen über Binokularsehen an.

Den Beweis der Fusionshypothese erbrachte schließlich Wheatstone (1838) mit der Erfindung des Stereoskops. Durch dichoptische Darbietung von Bildern kam ein dreidimensionaler Eindruck zustande. Damals konnte man sich das Phänomen des Stereosehens noch nicht erklären. Es bestand die Annahme, dass dafür zunächst ein Bild mit sinnvoller und erkennbarer optischer Information notwendig sei, dessen Inhalt auch monokular erfasst werden kann.

Helmholtz (1867) prägte dann den Begriff des „Zyklopenauges“, um die Fusionsleistung zweier verschiedener Bilder zu einem Gesamteindruck zu beschreiben. Erst Julesz (1960, 1971) zeigte, dass horizontale Querdisparität ausreicht, um einen Stereoeindruck zu erzeugen. Als Beweis dienten die statischen Zufallspunktmuster-Stereogramme (Random-Dot-Stereogramme, RDS). Wenn monokular RDS – Muster dargeboten werden, ist darin keine dreidimensionale Struktur zu erkennen. Bei dichoptischer Betrachtung werden die Punktpaare kombiniert, die zueinander eine horizontale Disparität aufweisen und ein dreidimensionaler Eindruck entsteht. Der Fortschritt der Computertechnik ermöglichte die Erzeugung von dynamischen Zufallspunktmuster-Stereogrammen. Mit deren Hilfe



können gezielt die spezifischen Anteile des Gehirns elektrophysiologisch untersucht werden, die an der Verarbeitung dreidimensionaler Strukturen beteiligt sind. Durch Studien am Menschen ist es möglich, persönliche Eindrücke direkt zu erfragen. Dadurch konnten wir einer fundamentalen Frage der Neurowissenschaften nachgehen, der subjektiven Wahrnehmung und dem elektrophysiologischen Korrelat.

Drei Themenbereiche sollen in der vorliegenden Arbeit diskutiert werden:

Der elektrophysiologische Teil des Experiments, in dem evozierte Gehirnaktivität durch Stimulation mit dynamischen Random-Dot-Stereogrammen (dRDS) aufgezeichnet wurde.

Der psychophysische Teil des Experiments, in dem die Probanden Angaben über Lokalisation und Bewegung oder nicht Bewegung des Reizes in der Tiefe machten.

Gegenüberstellung der Daten der Elektrophysiologie und Psychophysik.

### Elektrophysiologischer Teil

Unsere elektrophysiologischen Daten stehen im Einklang mit Ergebnissen aus früheren Veröffentlichungen. Wir konnten in unserem Experiment darlegen, dass dynamische Random-Dot-Stereogramme (dRDS), die mit Frequenzen im Bereich von 2.74 Hz bis 16.48 Hz aus der Monitorebene pulsierten, im Gehirn stimulusbezogene Aktivität in Höhe der Reizfrequenzen auslösen. Skrandies (1987) fand unter ähnlichen Versuchsbedingungen mit Reizfrequenzen von 1.95 Hz bis 15.62 Hz visuell evozierte Gehirnaktivität.

Bei Darbietung der dynamischen Zufallspunktmuster-Stereogramme im zentralen Gesichtsfeld, stellte sich unabhängig von der Reizfrequenz die stärkste Amplitude topographisch gleichmäßig im Bereich um die sagittale Mittellinie über dem okzipitalen Kortex dar. Die Amplitudenverteilung war symmetrisch angeordnet. Es waren keine Unterschiede der Amplitudenkomponenten zwischen rechter oder linker Hemisphäre zu erkennen (Skrandies, 1987).

Die gemittelte Amplitudenstärke aller Versuchspersonen betrug bei Stimulation des zentralen Gesichtsfeldes mit der von uns verwendeten

Reizfrequenz 2.74 Hz ungefähr 1.5  $\mu\text{V}$ . Skrandies (1997) erhielt bei einer Leuchtdichte von 20  $\text{cd}/\text{m}^2$  (wir benutzten 8,5  $\text{cd}/\text{m}^2$ ) und einem etwas kleineren Stimulationsfeld eine etwas stärkere Amplitudengröße von ungefähr 2.7  $\mu\text{V}$ .

Die Größe der Amplituden ist bei Stimulation mit dynamischen Zufallspunktmuster-Stereogrammen geringer ausgeprägt, als bei Reizung mit entsprechenden Kontrastschachbrettmustern (Regan und Spekreijse, 1970; Lehmann und Julesz, 1978).

Skrandies (2001) beschrieb bei Stimulation mit Kontrastschachbrettmustern Amplitudengrößen von 6 – 8  $\mu\text{V}$  im Vergleich zu 2  $\mu\text{V}$  bei Stimulation mit dynamischen Zufallspunktmuster-Stereogrammen. Im visuellen Kortex werden weniger Neurone durch binokular disparate Stimuli gereizt als durch Kontrastmuster. (Skrandies, 1991; 1993).

Obwohl in unserem Experiment gewisse Unterschiede hinsichtlich Größe, Fläche und Helligkeit zwischen den Kontrastschachbrettmustern und den dynamischen Zufallspunktmuster-Stereogrammen bestand, können wir diese Beobachtungen teilen.

Die Amplitudenstärken bei Stimulation des peripheren rechten und linken Gesichtsfeldes waren geringer ausgeprägt als die entsprechenden Amplitudenstärken bei Stimulation des zentralen Gesichtsfeldes.

Als gemittelte Amplitudengröße aller Versuchspersonen erhielten wir bei der Reizung des zentralen Gesichtsfeldes mit der Frequenz 2.74 Hz ein mittleres Amplitudenmaximum von ungefähr 1.5  $\mu\text{V}$ . Bei peripherer Gesichtsfeldreizung mit der Frequenz 2.74 Hz betrug die gemittelte Amplitudengröße aller Versuchspersonen ungefähr 1.0  $\mu\text{V}$ . Skrandies (1997) erhielt bei Reizung des zentralen Gesichtsfeldes mit der Frequenz 3 Hz eine maximale Amplitude von ca. 2.7  $\mu\text{V}$ . Bei peripherer Gesichtsfeldreizung mit der Frequenz 3 Hz betrug die gemittelte Amplitudengröße aller Versuchspersonen ca. 2.3  $\mu\text{V}$ . Die Ursache liegt darin, dass bei peripherer Reizung eine höhere horizontale Disparität nötig ist, als bei zentraler (fovealer) Reizung, um die gleiche Amplitudenstärke zu erhalten. Im Bereich der Fovea ist die Fähigkeit räumlich zu sehen, besser ausgeprägt als in einem weiter exzentrisch gelegenen Bereich.

Skrandies (1997) beschrieb, dass bei Reizung des zentralen Gesichtsfeldes eine horizontale Disparität von 10.4 Winkelminuten eine maximale Amplitude erzeugte. Bei Reizung des peripheren Gesichtsfeldes waren dafür ungefähr 14 Winkelminuten nötig.

Es ist auch einschlägig in der Literatur beschrieben, dass Patienten mit reduziertem räumlichen Sehen im Vergleich zu Probanden mit normalem Stereosehen höhere Disparitäten benötigen (Vomberg und Skrandies, 1985; Skrandies, 2001).

Bei peripherer Gesichtsfeldreizung stellte sich entsprechend der neuroanatomischen Bahnen maximale Aktivität über der kontralateralen Hemisphäre dar, so dass bei der Stimulation des linken Gesichtsfeldes (rechte Hemiretina) evozierte Aktivität okzipital über der rechten Hemisphäre gefunden wurde und umgekehrt (Lehmann und Julesz, 1978; Skrandies, 1989). Beim Vergleich der linken und rechten Hemisphäre fanden wir im Hinblick auf die Amplitudenstärke frequenzabhängig keine Unterschiede (Lehmann und Julesz, 1978).

Die von uns gewählte horizontale Querdisparität betrug bei allen Stimulationsfrequenzen 11 Winkelminuten. Skrandies (1997) fand heraus, dass ungefähr 10.5 Winkelminuten einen geeigneten (fovealen) Stimulus darstellen, um größte Amplituden zu erhalten. Verwendet wurden in dieser Studie Disparitäten zwischen 7 bis 24.5 Winkelminuten in Schritten von 3.5 Winkelminuten. Geringere oder höhere Disparitäten als 10.5 Winkelminuten hatten eine verminderte Aktivierung des visuellen Kortex zur Folge.

Bei Einzellableitung aus Area 18 bei Affen fanden Hubel und Wiesel (1970), dass die Gehirnaktivität am größten bei horizontalen Disparitäten um 30 Winkelminuten ist. Geringere oder höhere Disparitäten zeigten auch verminderte Aktivierung.

Zusätzlich beobachteten wir, dass die Amplitudenstärke mit steigender Reizfrequenz sukzessiv abnahm. Bei der Reizfrequenz 2.74 Hz betrug sie ungefähr 1.5  $\mu\text{V}$  und bei 16.48 Hz nur noch ungefähr 0.9  $\mu\text{V}$ . Skrandies (1987) fand mit einer etwas geringeren Disparität eine Abnahme der Amplitude von 1.96  $\mu\text{V}$  bei der Reizfrequenz 1.95 Hz bis auf 0.51  $\mu\text{V}$  bei 15.62 Hz. Für spätere Studien wäre es interessant herauszufinden, ab welcher Frequenz keine evozierte Gehirnaktivität mehr abgeleitet werden

kann. Skrandies (1987) fand zwischen dem Logarithmus des Interstimulusintervalls von 3-D Stimuli und der Amplitude der Gehirnaktivität eine lineare Beziehung. Das visuelle System verhält sich zeitintegrativ. Größere Interstimulusintervalle erzeugen größere Amplituden, bei kürzeren Interstimulusintervallen werden die Stimuli zeitlich summiert mit der Folge kleinerer Amplituden.

Die okkzipitale Positivität war in unserem Versuch im Mittel 4.6 cm oberhalb von dem Inion gelegen. Unsere Ergebnisse stehen damit im Einklang mit früheren Veröffentlichungen (Skrandies, 1989). Dabei befand sich die okkzipitale Positivität bei Stimulation mit dynamischen Zufallspunktmuster-Stereogrammen im Mittel 4.25 cm oberhalb von dem Inion. Dieses deutet darauf hin, dass die okkzipitale Positivität außerhalb der primären Sehrinde liegen kann. Zahlreiche Studien haben gezeigt, dass das neurologische Korrelat der Tiefenwahrnehmung nicht wie früher angenommen in der primären Sehrinde (V1) liegt, sondern in höheren Bereichen des visuellen Kortex stattfindet. Die primäre Sehrinde ist neuesten Erkenntnissen zur Folge die erste Stufe in der kortikalen Verarbeitungskette des Tiefensehens. Sie dient als Vorverarbeitungsstelle für höhere Anteile des visuellen Kortex und löst nicht das Problem der globalen Stereopsis. In V1 werden absolute Disparitäten verarbeitet. Die absolute Disparität eines Punktes im Gesichtsfeld ist die Differenz seiner Abbildungspunkte auf den beiden Netzhäuten von den beiden foveae centrales. Die relative Disparität ist die Differenz der absoluten Disparitäten zweier Punkte im Gesichtsfeld. Diese spielt eine herausragende Rolle bei der Verarbeitung stereoskopischer Stimuli. Stereopsis ist abhängig von relativen und nicht von absoluten Disparitäten (Cumming und Parker, 1999; Thomas et al., 2002).

Zellen, die auf binokulare Disparität reagieren, wurden bei anästhesierten Affen in dem außerhalb des Striatums gelegenen Gebiet V2 (Hubel und Wiesel, 1970; Poggio und Poggio, 1984) gefunden. Zellen in V2 sind sensitiv auf relative Disparitäten (Thomas et al., 2002). In V2 werden Neurone selektiv durch die Randstruktur von stereoskopischen Stimuli gereizt, während die Zellen in V1 auf Disparität entsprechend ihrer rezeptiven Felder reagierten (von der Heydt et al., 2000).

Die Dichte der Neurone, die auf horizontale Querdiskontinuität von dynamischen Zufallspunktmuster-Stereogrammen (dRDS) reagieren, ist bei Affen in Area V3 und V3a noch höher als in V2 (Poggio et al., 1988). Diese liegen in dem Sulcus lunatus und im Sulcus parietooccipitalis (Zeki, 1978). Neuere Forschungsberichte zeigen, dass sogar in V4 Zellen existieren, die sensitiv auf 3-D-Stimuli reagieren, die als Balken mit unterschiedlichen Orientierungsrichtungen dargeboten werden (Hinkle und Connor, 2002). V4 gehört dem ventralen Pfad an. Bis vor einiger Zeit bestand die Annahme, dass dieser Bereich nicht an der Verarbeitung des räumlichen Sehens beteiligt ist. Diskontinuitätsselektive Neurone wurden auch im inferior temporalen Kortex gefunden (Uka et. al, 2000). Weitere kortikale Bereiche, die an der Verarbeitung stereoskopischer Reize beteiligt sind, ist die Area MT (mittlere temporale Area). In Studien an Affen konnte gezeigt werden, dass Stimulation der Area MT Wahrnehmung von Bewegung hervorruft (Salzman et al., 1990). Diese Zellen reagieren auf Orientierung von Oberflächen, die eine dreidimensionale Struktur enthalten (Nguyenkim und DeAngelis, 2003) und auf bewegte Reize (Zeki, 2001).

In der Area MST (mediale superior temporale Area) reagieren prinzipiell alle Neurone auf retinale Querdiskontinuität. Die Zellen in MST sind hauptsächlich zuständig für grobe Stereopsis (Bishop und Henry, 1971; Roy et al., 1992). Eine bemerkenswerte Eigenschaft vieler Zellen in MST ist, dass die Bewegungsrichtung des Reizes an dessen Diskontinuität gekoppelt ist. Das bedeutet, dass wenn ein Neuron auf Bewegungen hinter dem Fixationspunkt (ungekreuzte Diskontinuität) reagiert, dann antwortet das selbe Neuron am besten auch auf entgegengesetzte Bewegungen vor dem Fixationspunkt (gekreuzte Diskontinuität). Eine entsprechende Wirkung erzeugt die parallaxische Verschiebung. Diese Zellen sind also sensitiv für kombinierte Diskontinuitäten und Bewegung, sodass sie einen wichtigen Beitrag zur Analyse der visuellen Eingaben haben, wenn sich das Individuum in seiner Umwelt bewegt (Roy and Wurtz, 1990).

Insgesamt kann man feststellen, dass je höher die hierarchische Stufe des visuellen Kortex ist, desto differenzierter und komplexer sind die stereoskopischen Verarbeitungsleistungen. Bestätigt wird dieses unter anderem durch die Größe der rezeptiven Felder. Diese nehmen in höheren

Bereichen des visuellen Systems größere Felder ein als ihr Input auf einer niedrigeren Stufe des visuellen Systems, was für komplexere Leistungen sprechen kann (Nguyenkim und DeAngelis, 2003).

### Psychophysischer Teil

Im Rahmen des psychophysischen Experiments sollten sich unsere Probanden nach jeder Darbietung der dynamischen Zufallspunktmuster-Stereogramme entscheiden, wo und ob sich der dreidimensionale Stimulus in der Tiefe bewegte.

Unsere psychophysische Datenanalyse ergab, dass Bewegung in der Tiefe im unteren Frequenzbereich am besten wahrzunehmen war. Regan und Beverley (1973) beschrieben, dass Bewegung in der Tiefe am besten bei Frequenzen von weniger als 1 Hz zu erkennen ist.

Bewegung in der Tiefe ausgelöst durch dynamische Zufallspunktmuster-Stereogramme bedingt auf der subjektiven Wahrnehmungsebene charakteristische Frequenzschwellen, unterhalb derer der Bewegungseindruck verschwindet. Die psychophysische Schwelle lag in unserem Versuch bei ungefähr 6 Hz. Reizfrequenzen, die über der psychophysischen Schwelle lagen, wurden von den Probanden als im Raum pulsierend empfunden. Reizfrequenzen, die unter der psychophysischen Schwelle lagen, erzeugten den Eindruck eines im Raum stehenden Musters. Skrandies (1987) fand bei Stimulation des zentralen Gesichtsfeldes mit einer Disparität von 6.5 Winkelminuten und einer Leuchtdichte von 5 cd/m<sup>2</sup> eine psychophysische Schwelle von 3.15 Hz. Die geringere Disparität (6.5 vs. 11 Winkelminuten) und die geringere Leuchtdichte (5 vs. 8.5 cd/m<sup>2</sup>) kann die unterschiedlichen Ergebnisse bedingen. Wir erhielten im zentralen Gesichtsfeld eine Schwelle von 5.83Hz. Norcia und Tyler (1984) berichteten von zwei Versuchspersonen, dass Bewegungen in der Tiefe von 10 -14 Hz wahrgenommen werden konnten. Sie verwendeten jedoch Disparitäten zwischen 15-40 Winkelminuten bei einer Leuchtdichte von 20 cd/m<sup>2</sup>. Die von uns verwendete Disparität und die Leuchtdichte waren geringer. Sie verwendeten ein unstrukturiertes Testfeld, wobei wir mit einem Stereoschachbrett stimulierten. Dabei enthält das betreffende Testfeld eine

höhere Disparität als das von uns verwendete Stereoschachbrett. Aufgrund der verschiedenen Stimulationsparameter erscheinen die Unterschiede plausibel.

Zwischen dem linken und rechten Gesichtsfeld fanden wir einen signifikanten Unterschied. Die gemittelte psychophysische Schwelle aller Probanden ist in dem linken Gesichtsfeld mit 5.9 Hz signifikant höher als in dem rechten mit 5.5 Hz. Beschrieben wurden schon früher Unterschiede in der Tiefenwahrnehmung zwischen linkem und rechtem Gesichtsfeld. Bei Präsentation statischer Zufallspunktmusterstereogramme mit einer Dauer von 30 Millisekunden, fand man eine höhere Anzahl richtiger Angaben in dem linken als in dem rechten Gesichtsfeld (Grabowska, 1983). Breitmeyer et al. (1976) fanden bei Verwendung von dRDS- Stereogrammen zwischen dem linken und rechten Gesichtsfeld keine Unterschiede.

#### Gegenüberstellung der Daten der Elektrophysiologie und Psychophysik

An dieser Stelle soll eine Gegenüberstellung der psychophysisch gemessenen Wahrnehmungsleistung und der visuell evozierten Gehirnaktivität durch dynamische Zufallspunktmusterstereogramme gezeigt werden. Unser besonderes Interesse gilt dem Befund, dass unterhalb der psychophysisch gemessenen Schwelle stimulusbezogene elektrische Aktivität gefunden wird. Die Schwelle des Übergangs von Bewegung in der Tiefe und im Raum stehendem Reiz lag gesichtsfeldabhängig ungefähr bei 6 Hz. Bei allen Probanden wiesen wir unterhalb der subjektiven Bewegungsschwelle bis zu der Reizfrequenz 16.48 Hz evozierte Gehirnaktivität nach. Obwohl keine Bewegung in der Tiefe bewusst wahrzunehmen war, stellte sich elektrische Aktivität auf den Reiz hin dar. Skrandies (1987) machte hinsichtlich dieser Aussage gleiche Angaben. Visuell evozierte Gehirnaktivität war bis zu der Reizfrequenz von 15.62 Hz ableitbar. Die psychophysisch ermittelte Schwelle lag in diesem Experiment bei 3.15 Hz. Man fand bei allen Probanden unter der psychophysischen Bewegungsschwelle Gehirnaktivität.

Forschungen an Affen im Bereich der heterochromatischen Flimmerfusion zeigten entsprechend einen Unterschied zwischen Gehirnaktivität und

Wahrnehmung. Bei Präsentation zweier unterschiedlicher Farben mit gleicher Leuchtdichte, die sich mit einer Frequenz von mehr als 10 Hz abwechseln, wird nur ein Farbeindruck wahrgenommen (Livingstone und Hubel, 1987). Obwohl auf der Wahrnehmungsebene eine Fusion der beiden Farbeindrücke stattfindet, kann man bei Untersuchung von Zellen, die auf komplementäre Anteile des Farbspektrums reagieren (color opponent, CO) eindeutige Aktivität durch die Alternierung der Stimuli mit unterschiedlichen Wellenlängen nachweisen. Retinale CO Ganglienzellen antworten auf heterochromatische Stimuli bis zu einer Frequenz von 40 Hz (Lee et al., 1989). Bei Einzelzelleableitungen aus CO Zellen in V1 fand man evozierte Aktivität, die weit oberhalb der wahrnehmbaren Fusionsfrequenz lag, sogar bis 60 Hz (Gur und Snodderly, 1996). Diese Forschungsberichte zeigen wie auch unsere Ergebnisse, dass bewusste Wahrnehmung bis zu einer bestimmten Flimmerfusionsfrequenz möglich ist, unter dieser Bewegungsschwelle verschwindet dann bewusste Wahrnehmung, obwohl evozierte Gehirnaktivität registriert werden kann.

Die fMRI - Studie von Moutoussis und Zeki, (2002). beweist, die Dissoziation zwischen Gehirnaktivität und Wahrnehmung. Bei binokularer Stimulation mit wahrnehmbaren und nichtwahrnehmbaren (unsichtbaren) Reizen, fand man Aktivität auch bei Stimulation mit nichtwahrnehmbaren Reizen. Dieser Stimulus konnte wegen einer Farbkontrastumkehrung nicht wahrgenommen werden. Bei Stimulation mit unsichtbaren Reizen war die Aktivität jedoch geringer ausgeprägt. Interessanter Weise waren es dieselben Areale die evozierte Gehirnaktivität unter wahrgenommenen und nicht wahrgenommenen Bedingung zeigten. Deshalb schlussfolgerte man, dass Aktivierung der Areale durch unsichtbare Reize nicht das neuronale Äquivalent der bewussten visuellen Wahrnehmung bedeutet. Vielmehr scheint es, dass dieselben kortikalen Bereiche sowohl an der Verarbeitung als auch an der Erzeugung der bewussten Wahrnehmung beteiligt sind. Bewusste Wahrnehmung entsteht, nachdem ein bestimmter Bereich höherer Anteile des visuellen Systems aktiviert wird und wenn eine Interaktion mit anderen höheren Bereichen des visuellen Apparates stattgefunden hat (Moutoussis und Zeki, 2002). Lernstudien haben auch bewiesen, dass man mit Reizen, die man nicht bewusst wahrnimmt, sogar eine Verbesserung der



Leistungen erzielen kann. Durch Darbietung unterschwelliger stereoskopischer Reize konnte eine Verbesserung der Fähigkeit, dRDS - Reize zu erkennen, erreicht werden. Lernen ist demnach auch auf unbewusster Ebene möglich (Skrandies und Jedynek, 1999).

Was ist nun aber der Grund, dass wir etwas bewusst wahrnehmen? Welche Verarbeitungsvorgänge sind im Gehirn nötig, dass bewusste Wahrnehmung entsteht?

Es existieren verschiedene Hypothesen, die versuchen spezifische Regionen oder Verschaltungen des Gehirns als das Korrelat der bewussten Wahrnehmung zu beschreiben.

Die Verfechter des hierarchischen Modells postulieren, dass allein höhere Anteile des Extrastriatums für die Erzeugung bewussten Wahrnehmens verantwortlich sind. Dabei wird die primäre Sehrinde V1 als Vorverarbeitungsstelle angesehen, wo visuelle Informationen beider Augen kombiniert werden. Diesem Ort wird kein Wert an der Wahrnehmung beigemessen. Entsprechend der Hierarchie der höheren kortikalen Areale werden zunehmend spezifischere und komplexere Verarbeitungsvorgänge geleistet. In V4 und MT wird vermutet, dass bewusste Wahrnehmung bei bewegten Reizen entsteht (Zeki, 2001). Weiterhin wird angeführt, dass nur die extrastriären Teile des visuellen Kortex, die eine Verbindung zum frontalen Augenfeld haben, bewusste Wahrnehmung hervorrufen. Als Bedingung wird angegeben, dass bewusste Wahrnehmung eine direkte motorische Reaktion aus dem frontalen Augenfeld hervorrufen sollte (Crick und Koch, 1995). Da V1 keine Verbindungen zum frontalen Augenfeld haben soll, scheint eine Beteiligung an bewusster Wahrnehmung als unwahrscheinlich.

Demgegenüber steht das Modell rekursiver neuronaler Netze (RNN). Diese Hypothese besagt, dass die primäre Sehrinde - V1 das Korrelat bewussten Wahrnehmens darstellt, da zurücklaufende Verschaltungen von extrastriären Bereichen zum Striatum bestehen und da Wahrnehmung entstehen lassen. Von V2, V3, V3A, V4 und MT sind Verbindungen zurück zur primären Sehrinde bekannt. Obwohl V1 keine direkten Verbindungen zum frontalen Augenfeld besitzt, kann V1 die Informationen modulieren, die von

extrastriären Bereichen zum frontalen Augenfeld gesendet werden (Pollen, 1999; 2003; Bullier, 2001).

Neuere Studien unterstützen die Hypothese rekursiver neuronaler Netze (RNN). Wahrnehmung kann durch transkranielle magnetische Stimulation (TMS) des Okkzipitalpols 80 – 120 ms nach Stimulusgabe unterbrochen wurde (Amassian et al, 1989; Kamitani und Shimojo, 1999). TMS im Bereich der Area MT unterbricht die Wahrnehmung, wenn die transkranielle magnetische Stimulation gleichzeitig mit Einsetzen eines bewussten Bewegungseindrucks dargeboten wird. Wird jedoch TMS im Bereich von V1 angewendet, kommt es erst 80 ms nach Einsetzen des bewussten Bewegungseindrucks zu einer Unterbrechung der Wahrnehmung (Beckers und Homberg, 1992). In einer anderen Studie entstanden durch Reizung im Bereich der Area MT Lichteindrücke, die sich bewegten. Eine transkranielle magnetische Stimulation (TMS) wurde zur Unterbrechung der Wahrnehmung im Bereich von V1 zu verschiedenen Zeitpunkten vor oder nach dem Lichteindruck erzeugenden Impuls dargeboten. Die Wahrnehmung der sich bewegenden Lichteindrücke wurde unterbrochen, wenn 10 – 40 ms nach Erzeugung des bewegten Lichteindrucks in Area MT die Stimulation von V1 vorgenommen wurde, nicht jedoch vorher (Pascual-Leone und Walsh, 2001). Aktivität in der Area MT ist für die Erzeugung eines bewussten Eindrucks nicht ausreichend, Faserverbindungen, die zu V1 zurücklaufen sind für visuelle Wahrnehmung scheinbar notwendig. Diese Studien lassen auf rekursive Verbindungen von Area MT zu V1 zurück schließen.

Patienten mit einseitigen Verletzungen im Bereich von V1 zeigten in fMRI-Messungen bei Stimulation des geschädigten Gesichtsfeldes mit Bewegungsreizen evozierte Aktivität in Area MT, ohne dass sie die Reize bewusst wahrnehmen konnten. Diese Befunde können das Modell der rekursiven neuronalen Netze unterstützen, da Aktivität in MT gefunden wird, jedoch scheint V1 zu sehr geschädigt zu sein, dass eine bewusste Wahrnehmung entsteht (Goebel et al., 2001). Demgegenüber zeigen beidseitige Verletzungen von MT ein Verlust der kompletten Bewegungswahrnehmung (Zihl et. al., 1991).

Zum jetzigen Zeitpunkt tendieren mehrere Forschungsergebnisse in Richtung rekursiver neuronaler Netze und dass V1 eine wesentliche Rolle für bewusste Wahrnehmung spielt. Endgültig scheint jedoch diese Frage nicht geklärt zu sein, weitere Forschungsergebnisse müssen die Interaktionen der einzelnen Regionen untersuchen. Ein großer Fortschritt wäre, wenn man selektiv die efferenten und afferenten Bahnen der primären visuellen Sehrinde V1 blockieren könnte. Vielleicht ist es aber auch gar nicht möglich, Wahrnehmung an bestimmte Regionen des Gehirns zu koppeln, vielleicht ist die Summe aller globalen Verarbeitungsvorgänge der Auslöser bewusster Wahrnehmung.

Weiterhin kann man sich die Frage stellen, ob Wahrnehmung zusätzlich von der Stärke evozierter Gehirnaktivität abhängig ist. In unserem Versuch fanden wir mit steigender Reizfrequenz eine klare Abnahme der Gehirnaktivität. Man kann beispielsweise darüber spekulieren, dass eine bestimmte Reizstärke notwendig ist, um eine ausreichende neuronale Antwort im visuellen System auszulösen, die dann eine Interaktion der einzelnen Areale in Gang setzt und zur bewussten Wahrnehmung führt. Wird diese Schwelle nicht überschritten, kann man eventuell reizrelatierte Aktivität im Gehirn registrieren, diese reicht jedoch nicht aus, um zu einer adäquaten Aktivierung zu führen, sodass bewusste Wahrnehmung entsteht.

## 7 Zusammenfassung

Wie verarbeitet unser Gehirn dreidimensionale Reize? Um dieser Frage nachzugehen untersuchten wir unter psychophysischen und elektrophysiologischen Bedingungen die zentrale Verarbeitung von dRDS (dynamic random - dot stereogram) Schachbrettern.

Im Hauptexperiment präsentierten wir dRDS Schachbrettmuster. Es handelt sich dabei um fortlaufend neu erzeugte Zufallspunktmuster, die auf einem Computermonitor dargeboten wurden. Mit Hilfe einer speziell dafür konstruierten Brille, erhält man ein räumliches Bild. Unsere Versuchspersonen sollten bei zentraler Blickfixation die Position des dRDS Schachbretts (links oder zentral oder rechts) angeben und entscheiden, ob der Reiz aus der Tiefe pulsierte oder im Raum stand. Wir wendeten die Frequenzen 2.74Hz, 4.12Hz, 5.49Hz, 8.24Hz und 16.48Hz randomisiert an.

Im psychophysischen Teil wollten wir herausfinden, ob der Proband bei zentraler Blickfixation die Lokalisation des Reizes angeben kann, und ab welcher, individuell unterschiedlichen Bewegungsfrequenz die Schwelle zwischen Pulsation und Stehen des Reizes im Raum liegt

Im elektrophysiologischen Teil wollten wir überprüfen, ob sich reizrelativ zerebrale Aktivität topographisch darstellen lässt, wo die Amplitudenmaxima der Reize aus den drei verschiedenen Gesichtsfeldbereichen (links, zentral oder rechts) sich befinden, ob die Amplitudenmaxima der peripheren Reize sich von dem zentralen Reiz bezüglich ihrer Stärke unterscheiden.

Weiterhin wollten wir Stärke und Lokalisation der Amplituden in Abhängigkeit von unterschiedlichen Reizfrequenzen ermitteln.

Wir fanden heraus, dass der Mittelwert der Schwellen im linken Gesichtsfeld mit 5.9 Hz signifikant größer als rechts mit 5.5 Hz ist. Zentral lag die Schwelle bei 5.83 Hz.

Wir konnten evozierte Gehirnaktivität durch dRDS-Schachbrettreize in allen stimulierten Gesichtsfeldbereichen in Höhe der Reizfrequenzen nachweisen.

Die Amplituden bei niedrigen Reizfrequenzen waren stärker ausgeprägt als bei höheren Reizfrequenzen. Periphere Reize erzeugten geringere Amplituden als entsprechende zentrale.

Die zentralen Reize stellten sich median über dem okzipitalen Kortex im Bereich von

22 % und 24 % (ungefähr zwischen den Elektrodenpositionen Oz und Pz) dar. Die peripheren zeichneten sich durch eine Lateralisation aus. Bei Stimulation des linken Gesichtsfeldes fand eine Projektion in die rechte Hemisphäre und entsprechend bei Stimulation des rechten Gesichtsfeldes in die linke Hemisphäre statt.

Wir stellten weiterhin fest, dass sich die Reizfrequenz 2.74 Hz signifikant weiter frontal darstellte als die übrigen Reizfrequenzen.

Der interessante Befund unseres Experiments ist, dass evozierte Hirnaktivität weit unter der psychophysischen Bewegungsschwelle nachgewiesen wurde.

Obwohl alle Versuchspersonen angaben, Bewegung in der Tiefe nicht mehr wahrzunehmen, konnten wir bei allen unter der Schwelle zerebral evozierte Aktivität durch den Bewegungsreiz nachweisen.

## 8 Summary

How does our brain process threedimensional stimuli? We investigated in our experiment with psychophysical and electrophysiological methods the processing of a stereoscopic checkerboard by using dynamic random dots stereograms (dRDS).

The dRDS were generated by special software. With shutter spectacles the 3-D stimuli pulsed vividly in depth. The subjects had to decide where the stereoscopic checkerboard pattern was located (left, central, right visual field) and if it was pulsating in depth or standing in front of the monitor plane. We used the stimulation frequencies 2.74Hz, 4.12Hz, 5.49Hz, 8.24Hz and 16.48Hz in randomized order. As a fixation control we displayed numbers in the center of the screen which the subjects had to add.

In the psychophysical part of the stereo experiment we wanted to find out if the subjects can name the position of the stereoscopic checkerboard. Thresholds of motion in depth for the left, central and right visual field were compared.

In the electrophysiological part we investigated if stimulus related electrical brain activity can be detected, where the maximum amplitude at stimulation of the left, central and right visual field is, if there is a difference between central and peripheral amplitude power.

As result we found the mean motion threshold in the left visual field (5.9 Hz) significantly higher than in the right visual field (5.5 Hz). In the central visual field the mean motion threshold was 5.83 Hz.

Evoked brain activity was recorded at all stimulation frequencies. Lower frequencies yielded larger amplitudes than higher ones and amplitudes were smaller with peripheral stimulation. Maximum amplitudes at central stimulation were found central between 22% and 24% of the inion – nasion distance.

At peripheral stimulation potentials were detected over the contralateral occipital hemisphere. We found that activity elicited by 2.74 Hz stimulation frequency was located significantly more anterior than activity elicited by the other stimulation frequencies.

An interesting finding in our experiment is that there were detectable visual evoked potentials related to stimulation frequency far below the psychophysical threshold. Even if the subjects reported to perceive no motion in depth, electrical brain activity could be recorded.

- Anzai, A., Ohzawa, I., Freeman, R.D. (1999) Neural mechanisms for encoding binocular disparity: receptive field position versus phase. *J Neurophysiol.* 82, 874-890.
- Backus, B.T., Fleet, D.J., Parker, A.J., Heeger, D.J. (2001) Human cortical activity correlates with stereoscopic depth perception. *J Neurophysiol.* 86, 2054-2068.
- Barlow, H.B., Blakemore, C., Pettigrew, J.D. (1967) The neural mechanism of binocular depth discrimination. *J Physiol. Lond.* 193, 327-342.
- Beckers, G., Hömberg, V. (1992) Cerebral visual motion blindness: transitory akinetopsia induced by transcranial magnetic stimulation of human area V5. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 22; 173-178.
- Bishop, P. O. (1973) Neurophysiology of binocular single vision and stereopsis. In: *Handbook of Sensory Physiology. Central Processing of Visual Information. Vol 7. Part 3A. Chap. 4.* Pp. 255-305. Ed. R. Jung. Springer: Berlin
- Bishop, P. O. and Henry, G. H. (1971) Spatial vision. *A. Rev. Psychol.* 22, 119-160
- Blakemore, C. (1970) The representation of three-dimensional visual space in the cat's striate cortex. *J Physiol.* 209, 155-178.
- Breitmeyer, B., Julesz, B., Kropfl, W. (1975) Dynamic random-dot stereograms reveal up-down anisotropy and left-right isotropy between cortical hemifields. *Science.* 24; 269-270.
- Brenner, E., Smeets, J.B., Landy, M.S. (2001) How vertical disparities assist judgements of distance. *Vision Res.* 41; 3455-65.
- Bullier, J. (2001) Integrated model of visual processing. *Brain Res Brain Res Rev.*, 36, 96-107.
- Burkhalter, A., Van Essen, D.C. (1986) Processing of color, form and disparity information in visual areas VP and V2 of ventral extrastriate cortex in the macaque monkey. *J Neurosci.* 6, 2327-2351.
- Crick, F., Koch, C. (1995) Are we aware of neural activity in primary visual cortex? *Nature.* 11, 121-123.
- Cumming, B.G., Parker, A.J. (1999) Binocular neurons in V1 of awake monkeys are selective for absolute, not relative, disparity. *J Neurosci.* 19, 5602-5618
- DeAngelis, G.C., Cumming, B.G., Newsome, W.T. (1998) Cortical area MT and the perception of stereoscopic depth. *Nature.* 394, 677-680.
- DeAngelis, G.C., Ghose, G.M., Ohzawa, I., Freeman, R.D. (1999) Functional micro-organization of primary visual cortex: receptive field analysis of nearby neurons. *J Neurosci.* 19, 4046-4064.



- Dietsch, G. (1932). Fourier Analyse von Elektroenzephalogrammen des Menschen. *Pflügers Arch. Ges. Physiol.*, 230:106-112.
- Fischer, B., Poggio, G.F. (1979) Depth sensitivity of binocular cortical neurons of behaving monkeys. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 204, 409-414.
- Gilbert, C.D., Das, A., Ito, M., Kapadia, M., Westheimer, G. (1996) Spatial integration and cortical dynamics. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 93, 615-622.
- Gilbert, C.D., Wiesel, T.N. (1989) Columnar specificity of intrinsic horizontal and corticocortical connections in cat visual cortex. *J Neurosci.* 9, 2432-2442.
- Gonzalez, F., Perez, R. (1998) Neural mechanisms underlying stereoscopic vision. *Progress in Neurobiology.* 55:191-224
- Goebel, R., Muckli, L., Zanella, F.E., Singer, W., Stoerig, P. (2001) Sustained extrastriate cortical activation without visual awareness revealed by fMRI studies of hemianopic patients. *Vision Res.* 10-11, 1459-1474.
- Grabowska, A. (1983) Lateral differences in the detection of stereoscopic depth. *Neuropsychologia* 21, 249-257.
- Gur, M., Snodderly, D.M. (1997) A dissociation between brain activity and perception: chromatically opponent cortical neurons signal chromatic flicker that is not perceived. *Vision Res.* 3, 377-382.
- Hinkle, D.A., Connor, C.E. (2002) Three-dimensional orientation tuning in macaque area V4. *Nat Neurosci.* 5, 665-670.
- Howard, I. P. and Rogers, B.J. (1995). *Binocular vision and stereopsis*. New York: Oxford University Press
- Hubel, D.H., Livingstone, M.S. (1987) Segregation of form, color, and stereopsis in primate area 18. *J Neurosci.* 7, 3378-3415.
- Hubel, D.H., Wiesel, T.N. (1962) Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J Physiol. Lond.* 160, 106-154.
- Hubel, D.H., Wiesel, T.N. (1966) Effects of varying stimulus size and color on single lateral geniculate cells in Rhesus monkeys. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 55, 1345-1346
- Hubel, D.H., Wiesel, T.N. (1968) Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *J Physiol. Lond.* 195, 215-243.
- Hubel, D.H., Wiesel, T.N. (1970) Stereoscopic vision in macaque monkey. Cells sensitive to binocular depth in area 18 of the macaque monkey cortex. *Nature.* 225, 41-42.
- Hubel, D.H., Wiesel, T.N. (1973) A re-examination of stereoscopic mechanisms in area 17 of the cat. *J Physiol.* 232, 29P-30P.

- Hubel, D.H., Wiesel, T.N. (1979) Brain mechanisms of vision. *Sci Am.* 241, 150-162.
- Julesz, B. (1960) Binocular depth perception of computer-generated patterns. *Bell System Tech. J.* 39, 1125-1162
- Julesz, B. (1971) Foundations of cyclopean perception. Chicago: University of Chicago
- Kandel, E. R., Schwartz, J. H., Jessell, T. M. (2000) Principles of Neural Science (Fourth Edition) McGraw-Hill Professional Publishing, Chapter 25 - 29
- Lee, B.B., Martin, P.R., Valberg, A. (1989) Sensitivity of macaque retinal ganglion cells to chromatic and luminance flicker. *J Physiol*, 414, 223-243.
- Lehmann, D., Julesz, B. (1978) Lateralized cortical potentials evoked in humans by dynamic random-dot stereograms. *Vision Res.* 18, 1265-1271.
- Lehmann, D., Skrandies, W. (1980) Reference-free identification of components of checkerboard-evoked multichannel potential fields. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol.* 48, 609-621.
- Livingstone, M.S., Hubel, D.H. (1982) Thalamic inputs to cytochrome oxidase-rich regions in monkey visual cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 79, 6098-6101
- Livingstone, M.S., Hubel, D.H. (1984) Specificity of intrinsic connections in primate primary visual cortex. *J Neurosci.* 4, 2830-2835.
- Livingstone, M.S., Hubel, D.H. (1987) Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *J Neurosci* 7, 3416-3468.
- Livingstone, M.S., Hubel, D.H. (1988) Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science.* 240, 740-749.
- Maunsell, J.H., Van Essen, D.C. (1983) Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. II. Binocular interactions and sensitivity to binocular disparity. *J Neurophysiol.* 49, 1148-67
- Merigan, W.H., Maunsell, J.H. (1993) How parallel are the primate visual pathways? *Annu Rev Neurosci.* 16, 369-402
- Merigan, W.H., Katz, L.M., Maunsell, J.H. (1991) The effects of parvocellular lateral geniculate lesions on the acuity and contrast sensitivity of macaque monkeys. *J Neurosci.* 11, 994-1001
- Moutoussis, K., Zeki, S. (2002) The relationship between cortical activation and perception investigated with invisible stimuli. *Proc Natl Acad Sci U S A* 9, 9527-9532.

- Nguyenkim, J.D., DeAngelis, G.C. (2003) Disparity-based coding of three-dimensional surface orientation by macaque middle temporal neurons. *J Neurosci.* 23, 7117-7128.
- Nikara, T., Bishop, P.O. Pettigrew, J.D. (1968) Analysis of retinal correspondence by studying receptive fields of binocular single units in cat striate cortex. *Exp. Brain. Res.*, 6: 353-372.
- Norcia, A.M., Tyler, C.W. (1984) Temporal frequency limits for stereoscopic apparent motion processes. *Vision Res.* 24, 395-401.
- Ogle, K. N. (1932) Analytical treatment of the longitudinal horopter; its measurement and application to related phenomena, especially to relative size and shape of ocular images. *J. Opt. Soc. Am.* 22, 665-728.
- Ogle, K. N. (1950) *Researches in Binocular Vision*. Saunders: Philadelphia
- Ohzawa, I., DeAngelis, G.C., Freeman, R.D. (1990) Stereoscopic depth discrimination in the visual cortex: neurons ideally suited as disparity detectors. *Science*. 249, 1037-1041.
- Ohzawa, I., DeAngelis, G.C., Freeman, R.D. (1997) Encoding of binocular disparity by complex cells in the cat's visual cortex. *J Neurophysiol.* 77, 2879-2909.
- Pascual-Leone A, Walsh V. (2001) Fast backprojections from the motion to the primary visual area necessary for visual awareness. *Science*. 20, 510-512.
- Peterhans, E., von der Heydt, R. (1993) Functional organization of area V2 in the alert macaque. *Eur J Neurosci.* 5, 509-524.
- Pettigrew, J. D. (1991) Evolution of binocular vision; in: *The Evolution of the Eye and Visual System*, pp 271–283. (Eds) J. R. Cronly-Dillon and R. L. Gregory . CRC Press: Boca Raton
- Pettigrew, J.D., Nikara, T., Bishop, P.O. (1968) Responses to moving slits by single units in cat striate cortex. *Exp Brain Res.* 6, 373-390
- Poggio, G.F., Fischer, B. (1977) Binocular interaction and depth sensitivity in striate and prestriate cortex of behaving rhesus monkey. *J Neurophysiol.* 40, 1392-1405.
- Poggio, G.F., Gonzalez, F., Krause, F. (1988) Stereoscopic mechanisms in monkey visual cortex: binocular correlation and disparity selectivity. *J Neurosci.* 8, 4531-4550.
- Poggio, G.F., Motter, B.C., Squatrito, S., Trotter, Y. (1985) Responses of neurons in visual cortex (V1 and V2) of the alert macaque to dynamic random-dot stereograms. *Vision Res.* 25, 397-406.
- Poggio, G.F., Poggio, T. (1984) The analysis of stereopsis. *Annu Rev Neurosci.* 7, 379-412. Review.

- Poggio, G.F., Talbot, W.H. (1981) Mechanisms of static and dynamic stereopsis in foveal cortex of the rhesus monkey. *J Physiol.* 315, 469-492.
- Pollen, D. A. (1999) Feature Article: On the neural correlates of visual perception *Cerebral Cortex* 9, 4- 19.
- Pollen, D. A. (2003) Explicit neural representations, recursive neural networks and conscious visual perception. *Cerebral Cortex*, 13, 807-814
- Pollen, D. A. (2004) Brain stimulation and conscious experience. *Conscious Cogn.*, 13, 626-645.
- Read, J. (2005) Early computational processing in binocular vision and depth perception. *Prog Biophys Mol Biol.* 87, 77-108
- Regan, D. and Beverley, K. I. (1973) Some dynamic features of depth perception. *Vision Res.* 13, 2369-2379
- Regan, D. and Spekreijse, H. (1970) Elektrophysiological correlate of binocular depth perception in man. *Nature* 225, 92-94
- Rizzo, M., Nawrot, M., Blake, R., Damasio, A. (1992) A human visual disorder resembling area V4 dysfunction in the monkey. *Neurology.* 42, 1175-1180.
- Roy, J.P., Komatsu, H., Wurtz, R.H. (1992) Disparity sensitivity of neurons in monkey extrastriate area MST. *J Neurosci.* 12, 2478-2492.
- Roy, J.P., Wurtz, R.H. (1990) The role of disparity-sensitive cortical neurons in signalling the direction of self-motion. *Nature.* 348, 160-162.
- Salzman, C.D., Britten, K.H., Newsome, W.T. (1990) Cortical microstimulation influences perceptual judgements of motion direction. *Nature.* 12, 174-177.
- Schier, M.A., Skrandies, W., Jedynek, A. (2001) An automated system for determining psychophysical threshold to dynamic random dot stimuli. *Proc 2<sup>nd</sup> Interatl Conf Victorian Chapter IEEE Engineering in Medicine and Biology Society*, Melbourne; 2001: 163-166
- Schmidt, R. F., Thews, G. (1997) *Physiologie des Menschen*: Springer-Verlag, 27. Auflage
- Skrandies, W. (1987) Visual persistence of stereoscopic stimuli: electric brain activity without perceptual correlate. *Vision Res.* 27, 2109-2118.
- Skrandies, W. (1989) Visual Evoked Potential Topography: Physiological and Cognitive Components, *Topographic Brain Mapping of EEG and Evoked Potentials*, Ed. by K. Maurer, Springer - Verlag Berlin Heidelberg
- Skrandies, W. (1991) Contrast and stereoscopic visual stimuli yield lateralized scalp potential fields associated with different neural generators. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol.* 78, 274-283.

Skrandies, W. (1995) Visual information processing: topography of brain electrical activity. *Biol Psychol.* 40, 1-15.

Skrandies, W. (1997) Depth perception and evoked brain activity: the influence of horizontal disparity and visual field location. *Vis Neurosci.* 14, 527-532.

Skrandies, W. (2001) The processing of stereoscopic information in human visual cortex: psychophysical and electrophysiological evidence. *Clin Electroencephalogr.* 32, 152-159.

Skrandies, W., Jedynak, A. (1999) Learning to see 3-D: psychophysics and brain electrical activity. *Neuroreport.* 5, 249-253.

Thomas, O.M., Cumming, B.G., Parker, A.J. (2002) A specialization for relative disparity in V2. *Nat Neurosci.* 5, 472-478.

Uka, T., Tanaka, H., Yoshiyama, K., Kato, M., Fujita, I. (2000) Disparity selectivity of neurons in monkey inferior temporal cortex. *J Neurophysiol.* 84, 120-132.

Ungerleider, L. G. and Mishkin, M. (1982) Two cortical visual systems. In D. J. Ingle, M. A. Goodale, and R. J. W. Mansfield (Eds.), *Analysis of Visual Behavior*. The MIT Press: Cambridge, Mass. pp. 549-586

Vomberg, H.E., Skrandies, W. (1985) Stereovision in random dot pattern VECF: normal findings and clinical use. *Klin Monatsbl Augenheilkd.* 187, 205-208.

von der Heydt, R., Hänni, P., Duersteler, M., Peterhans, E. (1981) Neuronal responses to stereoscopic stimuli in the alert monkey: a comparison between striate and prestriate cortex. *Pfluegers Arch.* 391, R34

von der Heydt, R., Zhou, H., Friedman, H.S. (2000) Representation of stereoscopic edges in monkey visual cortex. *Vision Res.* 40, 1955-1967.

Zeki, S. M. (1978) Uniformity and diversity of structure and function in rhesus monkey prestriate visual cortex. *J Physiol. Lond.* 277, 273-90.

Zeki, S. (2001) Localization and globalization in conscious vision. *Annu Rev Neurosci.* 24, 57-86.

Zihl, J., von Cramon, D., Mai, N., Schmid, C. (1991) Disturbance of movement vision after bilateral posterior brain damage. Further evidence and follow up observations. *Brain.* 114, 2235-2252

## EINVERSTÄNDNISERKLÄRUNG

Name:

Vorname:

Geburtsdatum:

.....

Hiermit erkläre ich mich einverstanden, an der Studie

*EEG/EP Topographie und Wahrnehmung*

teilzunehmen.

Ich bin aufgeklärt worden über ihr Ziel, die praktische Durchführung, den zu erwartenden Nutzen, die möglichen Risiken und die mit ihr verbundenen Belastungen.

Ich bin darüber informiert worden, daß für den Fall einer Schädigung eine Versicherung abgeschlossen wurde.

Ich bin berechtigt, jederzeit ohne Nachteil aus der Studie auszuscheiden.

Ich bin mit der Verwendung anonymisierter Daten für wissenschaftliche Zwecke einverstanden.

Ich habe keine weiteren Fragen mehr.

Giessen, den

Unterschrift des Probanden

Unterschrift des Versuchsleiters

## Sehtests

Versuchsperson: \_\_\_\_\_

Datum: \_\_\_\_\_

Sehfähigkeit: \_\_\_\_\_

Visus B: \_\_\_\_\_

Visus L: \_\_\_\_\_

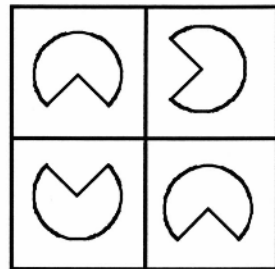
Visus R: \_\_\_\_\_

Stereosehfähigkeit: \_\_\_\_\_

☐ Kein Stereosehen

Plate V

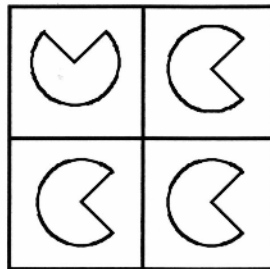
480



240

Plate VI

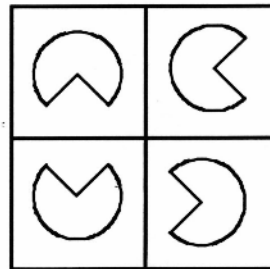
120



60

Plate VII

30



15

Kleinste sichtbare Disparität: \_\_\_\_\_

Protokoll für die elektrophysiologische Haupt-Messung

Mai 2000

CHR03/04

VP:

Datum:

Uhrzeit:

Kopfumfang:

Nasion-Inion-Distanz:

DATs	Taste	Sequenzen	Zufallszahl	Kommentar
1	2	Transientes	keine	
2	3	2Hz_Schb	27	
3	4	4Hz_Schb	19	
4	5	5Hz_Schb	37	
5	6	8Hz_Schb	33	
6	7	16Hz_Schb	34	

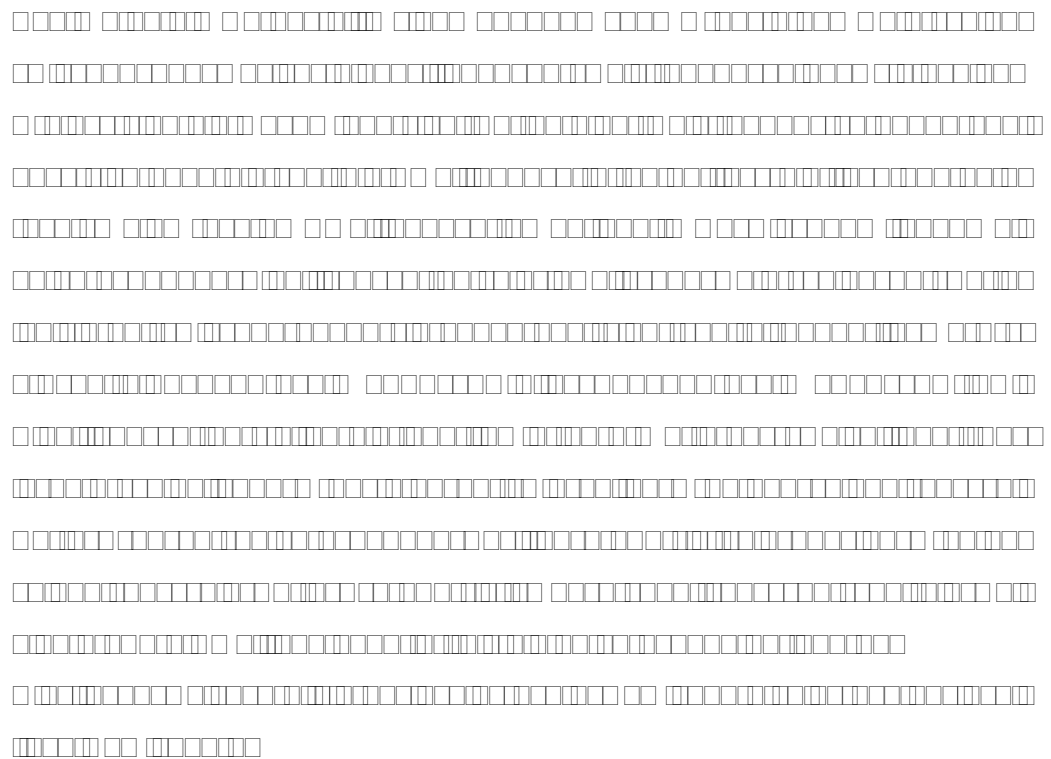
Haupt- liste	DATs	Ta- ste	Sequenzen	Zufalls- zahl Z	Z VP- Angabe	Wo	VP- Angabe	Richtig	Reihen folge
1	8	1	R8 18 04Hz	18		R			1
1	9	2	R0 16 02Hz	16		R			2
1	10	3	C8 23 02Hz	23		C			3
1	11	4	L9 18 08Hz	18		L			4
1	12	5	L3 21 16Hz	21		L			5
1	13	6	L4 16 04Hz	16		L			6
1	14	7	C1 20 02Hz	20		C			7
1	15	8	C7 20 16Hz	20		C			8
1	16	9	L2 29 05Hz	29		L			9
1	17	10	R6 18 04Hz	18		R			10
1	18	11	C0 16 04Hz	16		C			11
1	19	12	C6 19 05Hz	19		C			12
1	20	13	C2 21 16Hz	21		C			13
1	21	14	R1 23 16Hz	23		R			14
1	22	15	L6 20 02Hz	20		L			15
1	23	16	L9 17 02Hz	17		L			16
1	24	17	R5 19 16Hz	19		R			17
1	25	18	C5 26 05Hz	26		C			18
1	26	19	L0 20 05Hz	20		L			19
1	27	20	L0 28 04Hz	28		L			20
1	28	21	R2 15 04Hz	15		R			21
1	29	22	R2 19 16Hz	19		R			22
1	30	23	R3 23 05Hz	23		R			23
1	31	24	L7 26 08Hz	26		L			24

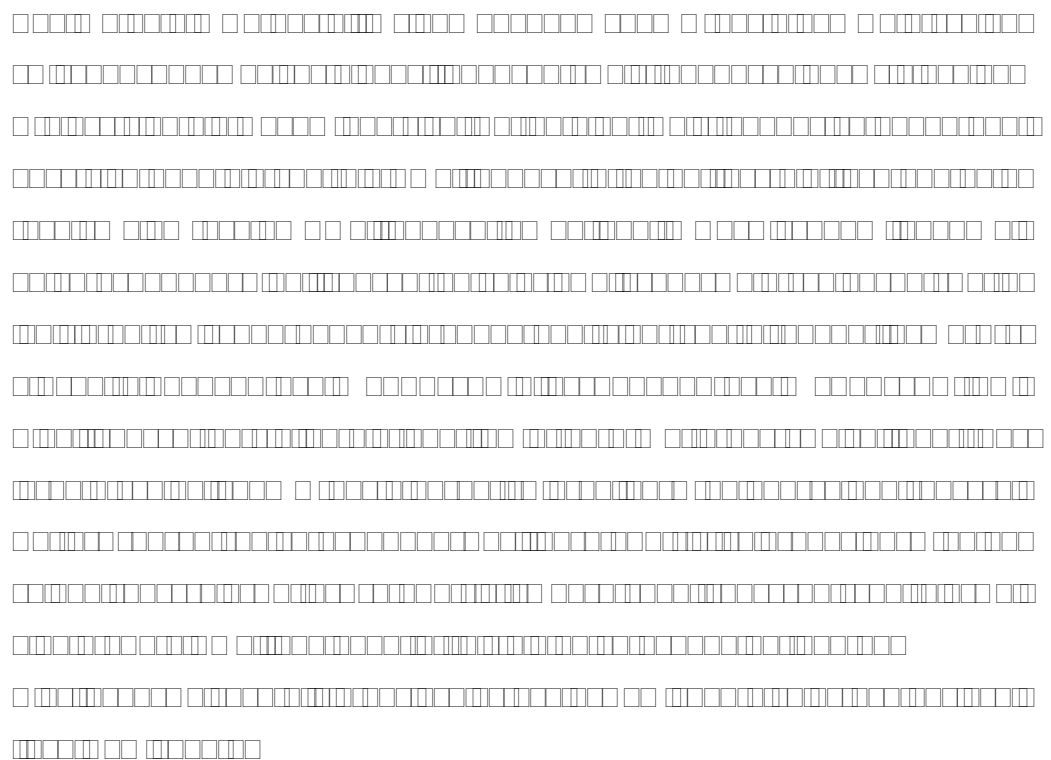
Neue Hauptliste laden!



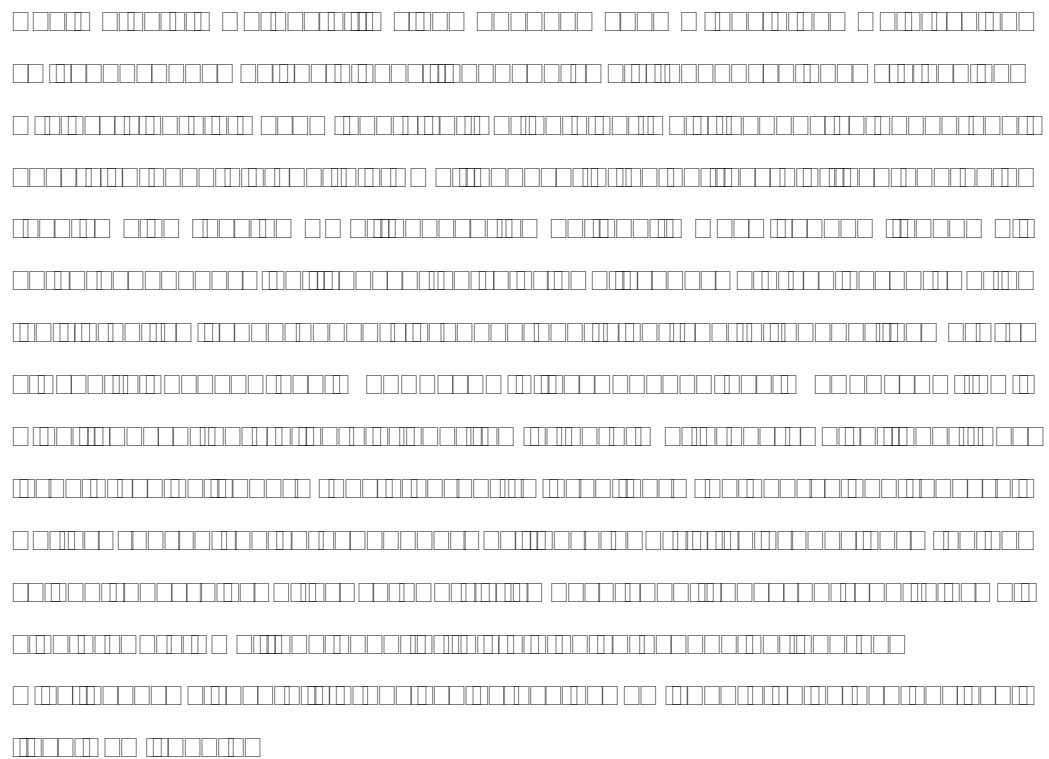
VP	Geschlecht	Alter	sinecorrO/cumcorrX	Visus L+R	Visus L	Visus R	Stereovisus
1	m	24	O	1,25	0,63	1	120
B	m	28	O	2	1,6	1,25	60
C	w	29	X	2	2	2	30
D	m	26	X	2	1,6	1,6	30
E	w	22	O	2	1,6	1,6	30
F	w	22	O	2	2	2	30
G	w	22	X	1,25	0,8	1	30
H	w	23	O	2	1,6	1,6	30
I	m	28	X	2	1,6	1,6	120
J	w	23	X	2	2	1,6	15
K	m	23	O	1,25	1	1	30
L	w	23	O	2	2	1,6	15
M	m	24	O	2	1,6	1,6	30
N	w	20	X	1,6	1,25	1,6	15
O	m	22	O	1,6	1,6	1,6	30
P	w	21	O	1	1	1	30
Q	m	20	O	2	1,6	1,6	15
R	m	25	X	2	2	2	30
S	w	23	O	2	2	2	60
T	m	24	X	2	2	2	15
U	w	18	O	2	1,6	1,6	30
V	w	25	O	2	1,6	1,6	30
W	w	20	O	2	1,6	1,6	60
X	w	23	O	1	0,8	0,63	30
Y	w	21	O	2	1,6	2	15
Z	m	26	O	2	1,6	1,6	30

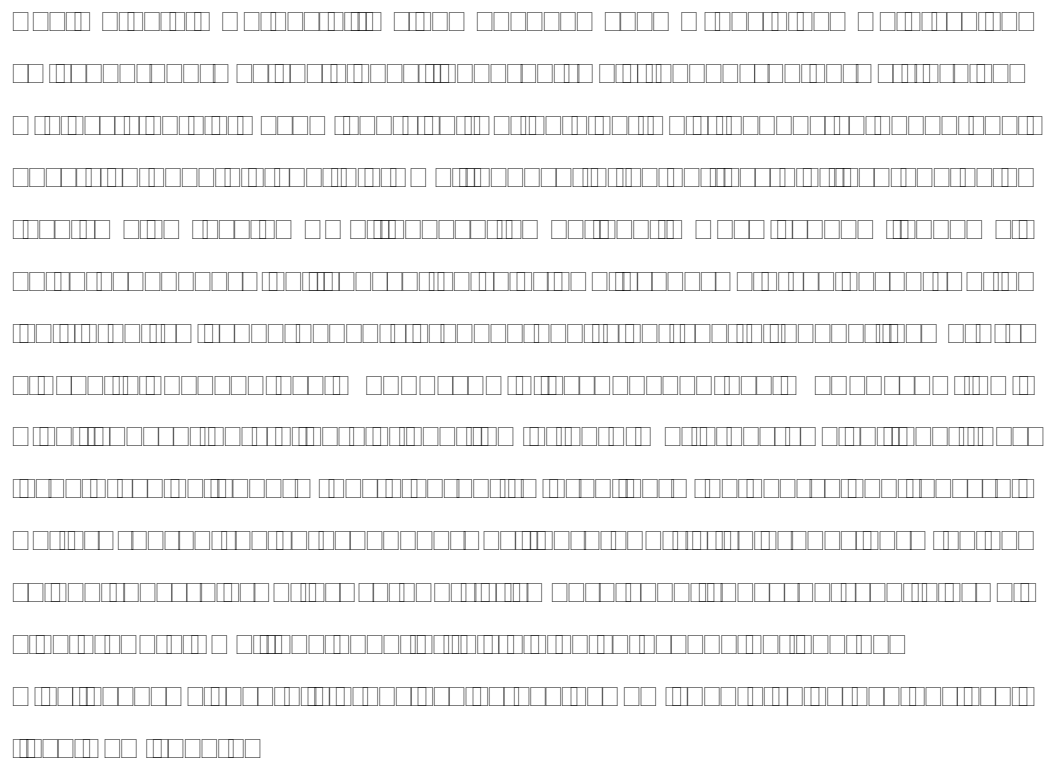
VP	Kopfumfang	Nasion-Inion-Distanz	Händigkeit
1	57	35	re
B	56,5	35,5	re
C	56	35	re
D	58	36	re
E	55,5	33	re
F	56	34	re
G	55	35	re
H	58	37	re
I	60	38,5	re
J	58,5	38	re
K	60	40	re
L	56	36,5	re
M	57	35,5	re
N	59	36	re
O	56	36	re
P	59	36	re
Q	58	36,5	re
R	59	36	re
S	59,5	36	re
T	59	36	re
U	57,5	35,5	re
V	56	34	re
W	58	36	re
X	56	34	re
Y	55,5	34	re
Z	57	35,5	re

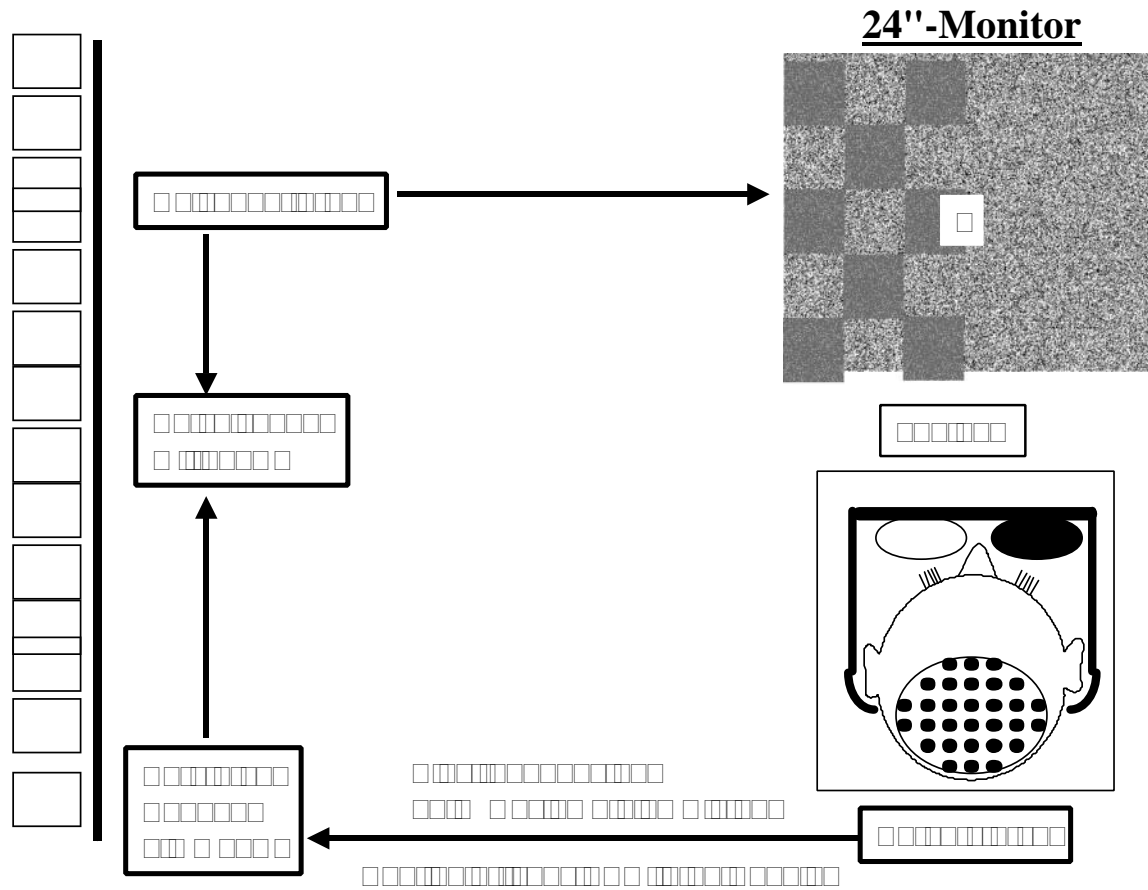


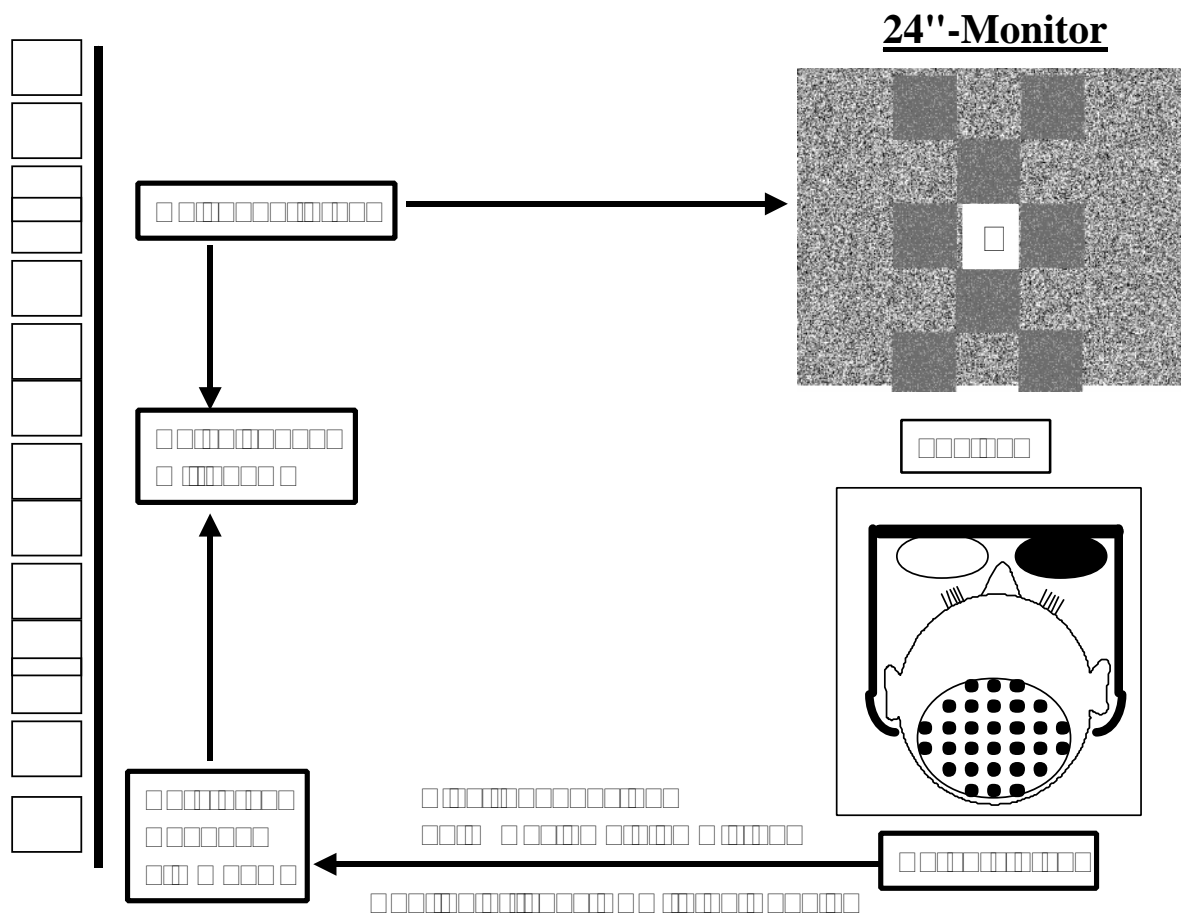








[illegible]

[illegible]

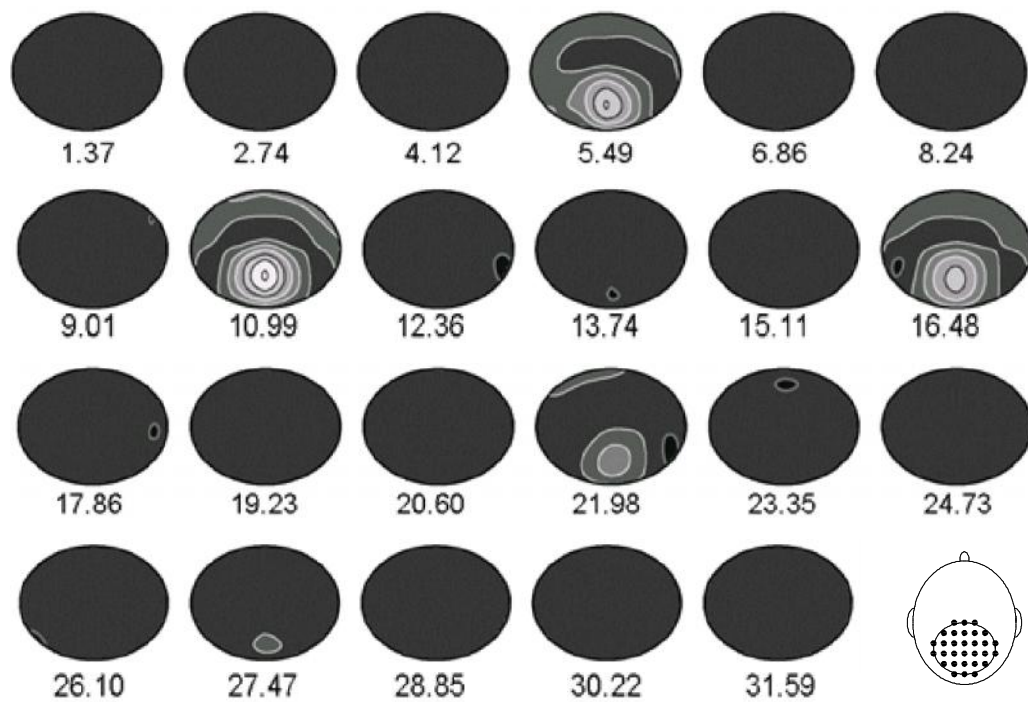


[illegible]









Grauwerteskala von 0 bis 6  $\mu\text{V}$



